



TITLE:

岐散花序の構成と発達並びにその
制御(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

林, 孝洋

CITATION:

林, 孝洋. 岐散花序の構成と発達並びにその制御. 京都大学, 1991, 博士
(農学)

ISSUE DATE:

1991-11-25

URL:

<https://doi.org/10.11501/3058497>

RIGHT:

新 制
農
612
京大附図

岐散花序の構成と発達並びにその制御

林 孝洋

1991年

岐散花序の構成と発達並びにその制御

林 孝洋

1991

歧散花序の構成と発達並びにその制御

【目 次】

緒 言	1
第1章 本研究の方法論	4
第1節 花序の構造とその階層性	4
第2節 花序発達の規則性と種の特異性並びに可変性	6
第2章 ベゴニア・センパフローレンス (<i>Begonia semperflorens</i>) の花序の 構成と発達	7
第1節 生長と花序発達の季節変動	7
第2節 要因試験	17
1. 摘葉処理が生長と花序発達に及ぼす影響	17
2. 減光処理が生長と花序発達に及ぼす影響	20
3. 温度・日長処理が生長と花序発達に及ぼす影響	22
4. 生長調節物質散布処理が生長と花序発達に及ぼす影響	25
第3節 形態観察	27
第4節 ベゴニア・センパフローレンス花序の構成と発達特性 (要約)	29
第3章 ベゴニア・ルツェルナ (<i>Begonia × lucerna hort.</i>) の花序の構成と発達 並びにその制御	31
第1節 形態観察	31
第2節 株の大きさと減光処理が花序発達に及ぼす影響	39
第3節 BA散布処理による花序発達の制御	44
第4節 ベゴニア・ルツェルナ花序の構成と発達特性 (要約)	45
第4章 ボインセチア (<i>Euphorbia pulcherrima Willd.</i>) の複合花序の構成と 発達並びにその制御	47
第1節 複合花序の構成と発達	47
第2節 減光処理が複合花序の発達に及ぼす影響	57
第3節 出荷適期について	61
第4節 開花株の栄養生長への転換過程の観察	63
第5節 サイトカイニン散布処理による複合花序の発達制御	68
第6節 ボインセチアの複合花序の構成と発達特性 (要約)	71
第5章 カランコエ (<i>Kalanchoe blossfeldiana Poelln.</i>) の花序の 構成と発達	73
第1節 花序発達の規則性と可変性	73
第2節 減光処理が花序発達に及ぼす影響	83
第3節 カランコエ花序の構成と発達特性 (要約)	86
第6章 シュクコンカスミソウ (<i>Gypsophila paniculata L.</i>) の花序の構成と 発達並びにその制御	88
第1節 花序発達の規則性と可変性	88
第2節 バス解析による収量解析	97
第3節 サイトカイニン散布処理による花序発達の制御	103
1. BAの散布時期が側枝の発生に及ぼす影響	103
2. BA散布処理が花序の構成に及ぼす影響	108
第4節 シュクコンカスミソウ花序の構成と発達特性 (要約)	112

第7章 枝散花序の発達モデル化	113
第1節 種による花序発達の特異性と可変性	113
1. 同化産物の花序への分配量	113
2. 性表現	115
3. 花序の着生方向	115
4. 花序軸の分岐角度	115
5. 小花の大きさの可変性	116
第2節 花序の発達モデル	118
第3節 花序のフラクタル次元	122
第4節 要約	124
第8章 総括	125
引用文献	130
1. 植物の形態と機能	130
2. 植物の形態と機能	130
3. 植物の形態と機能	130
4. 植物の形態と機能	130
5. 植物の形態と機能	130
6. 植物の形態と機能	130
7. 植物の形態と機能	130
8. 植物の形態と機能	130
9. 植物の形態と機能	130
10. 植物の形態と機能	130
11. 植物の形態と機能	130
12. 植物の形態と機能	130
13. 植物の形態と機能	130
14. 植物の形態と機能	130
15. 植物の形態と機能	130
16. 植物の形態と機能	130
17. 植物の形態と機能	130
18. 植物の形態と機能	130
19. 植物の形態と機能	130
20. 植物の形態と機能	130
21. 植物の形態と機能	130
22. 植物の形態と機能	130
23. 植物の形態と機能	130
24. 植物の形態と機能	130
25. 植物の形態と機能	130
26. 植物の形態と機能	130
27. 植物の形態と機能	130
28. 植物の形態と機能	130
29. 植物の形態と機能	130
30. 植物の形態と機能	130
31. 植物の形態と機能	130
32. 植物の形態と機能	130
33. 植物の形態と機能	130
34. 植物の形態と機能	130
35. 植物の形態と機能	130
36. 植物の形態と機能	130
37. 植物の形態と機能	130
38. 植物の形態と機能	130
39. 植物の形態と機能	130
40. 植物の形態と機能	130
41. 植物の形態と機能	130
42. 植物の形態と機能	130
43. 植物の形態と機能	130
44. 植物の形態と機能	130
45. 植物の形態と機能	130
46. 植物の形態と機能	130
47. 植物の形態と機能	130
48. 植物の形態と機能	130
49. 植物の形態と機能	130
50. 植物の形態と機能	130
51. 植物の形態と機能	130
52. 植物の形態と機能	130
53. 植物の形態と機能	130
54. 植物の形態と機能	130
55. 植物の形態と機能	130
56. 植物の形態と機能	130
57. 植物の形態と機能	130
58. 植物の形態と機能	130
59. 植物の形態と機能	130
60. 植物の形態と機能	130
61. 植物の形態と機能	130
62. 植物の形態と機能	130
63. 植物の形態と機能	130
64. 植物の形態と機能	130
65. 植物の形態と機能	130
66. 植物の形態と機能	130
67. 植物の形態と機能	130
68. 植物の形態と機能	130
69. 植物の形態と機能	130
70. 植物の形態と機能	130
71. 植物の形態と機能	130
72. 植物の形態と機能	130
73. 植物の形態と機能	130
74. 植物の形態と機能	130
75. 植物の形態と機能	130
76. 植物の形態と機能	130
77. 植物の形態と機能	130
78. 植物の形態と機能	130
79. 植物の形態と機能	130
80. 植物の形態と機能	130
81. 植物の形態と機能	130
82. 植物の形態と機能	130
83. 植物の形態と機能	130
84. 植物の形態と機能	130
85. 植物の形態と機能	130
86. 植物の形態と機能	130
87. 植物の形態と機能	130
88. 植物の形態と機能	130
89. 植物の形態と機能	130
90. 植物の形態と機能	130
91. 植物の形態と機能	130
92. 植物の形態と機能	130
93. 植物の形態と機能	130
94. 植物の形態と機能	130
95. 植物の形態と機能	130
96. 植物の形態と機能	130
97. 植物の形態と機能	130
98. 植物の形態と機能	130
99. 植物の形態と機能	130
100. 植物の形態と機能	130

結 言

切花、鉢物、花木などでわれわれが一般に花として観賞するものには、圧倒的に花序が多い。チューリップ、シャクヤク、アネモネ、ポピーなどのように、茎の頂部に一花を着生する単生花の種類は非常に少ない。日本の大手花卉種苗会社4社の営利栽培家用カタログ(9,16,26,27)をみると、単生花をつける種類は品目としていずれのカタログでも10%以下であり、生産花卉の多くが花序を形成する種類であることがわかる。

花序に関する研究は、Linnaeusを中心として18世紀の半ばから盛んになった。Linnaeusは著書“*Philosophia botanica*”(1751年)において植物を分類する術語を初めて用いた。Linnaeusは、花を単生のもの(*simplex*)と集合体のもの(*aggregatus*)に分け、後者の花序は花の咲き方(*the manner of flowering*)によって区別し、最終的に花序型を七つ(*umbellatus, cymosus, aggregatus, amentaceous, compositus, glumosus, spadiceus*)に分類した。18世紀における花序の概念にはLinnaeusの影響が強く現われ、花序は多くの分類学者により、特徴的な形態や花房全体の形状あるいは主軸(*primary axis*)における分枝の配列状態をもとに命名されていた。このような外観重視の分類に対し、18世紀の終わりから19世紀にかけて、いくつかの新しい考え方や術語が示されるようになった。1798年にLinkは、花序の分類のなかに、求頂的ならびに求基的という花序の開花順序の考え方を取入れた。1837年にはKeithが、今日でも分類上の非常に重要な概念になっている、花序の無限性と有限性の考え方を示した。1868年には、Sachsが軸の分岐パターンとして単軸分枝型と仮軸分枝型を示した。さらに1875年には、Eichlerが花序を単一花序(*simple*)と複合花序(*compound*)に分ける考え方を紹介した。そして1879年にGrayがEichlerの考え方を発展させ、今日のものに近い分類型に花序をまとめた(50)。

花序の研究における歴史的な経緯と現状、すなわち研究の到達点を分析するといくつかの問題点が指摘できる。最も大きな問題は、花序の分類や定義が花序の外観を重視し、完全に開花したものを対象に静的に行われてきたことである。花序の分類において花序の形状や外観だけが示されたため、200年以上におよぶ歴史の中で、多くの分類学者が術語の解釈や花序の分類を誤った。そのため、花序の中には円錐花序(*panicle*)のように現在では定義が非常にあいまいとなったものがある。

また、小花の分化や開花の順序が考慮されなかったため、同じ属の植物でありながら異なる花序型に分類されるという矛盾もある。この点に関しては、Weberlingが花序の類型学を展開する過程で花序発達を動的にとらえる重要性を指摘している(72, 73)。現在の花序の分類は非常に複雑に細分化されたものになっているが、花序発達を動的にとらえれば、複數に分類された花序型を一つに、あるいは一つの花序型を複數に分類しなおす必要があると思われる。

さらに園芸学的な観点からみると、これまでの研究にはキク科のごく一部の種類を除き(47, 48)、花序の環境変異という問題がほとんど考慮されていないことを指摘できる。同じ品種、あるいは同じ個体であっても、生育環境により花序の形や発達程度が大きく変わることは多くの植物でしばしば観察されるところである。それにもかかわらず、花序について種類ごとに記述したこれまでの多くの著書、事典において、花序は不変であるかのように扱われ、それぞれの花序型に典型的な形が一つずつ示されているだけである。花卉の多くが花序で観賞されておりながら、園芸の分野で花序の構成と発達を扱った研究はきわめて少ない。

わが国の花卉産業は輸入花卉を含めいよいよ1兆円時代に突入した。その消費の動向として特徴的な点は、品質がよい花は高くても売れ、品質がわるい花は安くても売れないということである。売れ残る分を補填するため、花の小売価格は諸外国に比べて非常に高い。今後さらに花を普及させ消費を拡大していくためには、良品を安く安定して供給する方法を確立する必要がある。良質の花を生産するには、花すなわち花序の発達を動的に調べ、花序の構成と環境条件との関係を明らかにする必要がある。

以上のことから本研究では、多くの園芸種を含み非常に重要な花序型である岐散花序をとりあげ、その構成と発達について調べた。供試材料としては同じ岐散花序でありながら花序の形状が著しく異なる、ペゴニア・センパフローレンス、ペゴニア・ルツェルナ、ポインセチア、カランコエ、シュクコンカスミソウを用いた。材料により実験の程度に深淺があるが、いずれも小花(ポインセチアの場合は杯状花序)の分化・発達を経時的に調査し、花序の品質に関わる小花のアボーシオンについて考察した。その結果から花序発達の人為的な制御の可能性について言及し、可能なものについてはその方法を検討した。

本論文をとりまとめるにあたり、京都大学農学部浅平 端教授にはご校閲とご指導を賜った。岡山大学農学部小西國義教授には、テーマを与えていただいた上、実験の遂行からとりまとめにいたるまで懇切丁寧にご指導いただいた。両先生には心より厚く御礼申し上げる。

実験の遂行にあたっては、岡山大学農学部景山詳弘助教授をはじめ、花卉園芸学研究室、作物発育調節学研究室の専攻生諸氏に多大のご協力をいただいた。特に、鷹野（旧姓佃）千加子氏、若原良基氏、近藤秀穂氏、伊部 進氏、三宅 浩氏、宮田弘恵氏、掛谷仁志氏、研修に来ておられた広島県立沼南高校速見修史氏、アルゼンチン研修生高橋家久氏には多大のご助力をいただいた。また、岡山大学農学部樹田正治教授、山本進一助教授には貴重な文献をいただいた上、数々の有益なご助言を賜った。京都大学の同期であった、岡山大学農学部近藤 直博士、星野 敏博士には、論文作成にあたり適切な助言と励ましの言葉をいただいた。さらに、ファイトテクノロジー研究会の諸先生方には、セミナーをとおして有益かつ適切なご助言をいただいた。特に、島根大学農学部遊澤 栄助教授には、とりまとめに関してご助言と励ましのお言葉をいただいた。電子顕微鏡写真は京都大学農学部蔬菜花卉園芸学研究室において撮影させていただいた。撮影にあたり、位田晴久博士（現宮崎大学農学部助教授）、土井元章博士（現大阪府立大学農学部講師）に懇篤なご指導を賜った。ここに記して感謝の意を表する。

最後に、岡山大学農学部久保康隆氏に心より厚く御礼を申し上げる。京都大学の先輩であった同氏には、公私にわたり大変お世話になった。日頃かけていただいたあたたかい励ましのお言葉は、何より心の支えとなった。同じ時期に論文をまとめることができたのは、苦勞をともにした仲として、この上ない喜びである。

第 1 章 本研究の方法論

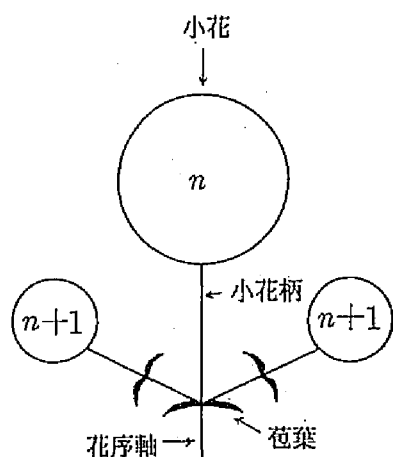
花序を含め植物の形態に関する研究には記述的なものが多く、形態を数量的に扱った報告は少ない。形態的に大きく異なる花序について、例えば岐散花序としての種を越えた類似点、種による相違点、あるいは生育環境による花序構成の変動を明らかにするためには、花序に対して数量的なアプローチが必要となる。

本研究では花序の構成を数量的に解析するための方法論として、花序の構造とその階層性、および花序発達の規則性と種の特異性並びに可変性に着目した。

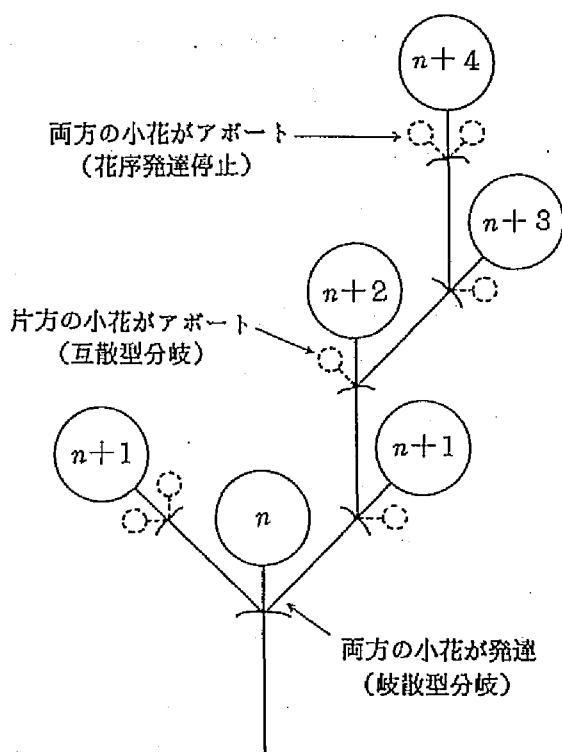
第 1 節 花序の構造とその階層性

岐散花序は仮軸分枝型の発達をし、花序軸の頂部に小花を形成すると、その小花の二つの苞葉腋芽が新たな生長点となって分化・発達する（第1-1図）。このような岐散型の分枝が1次、2次、3次…というように連続して起これば、花序軸ならびに小花数は幾何級数的に増大していくことになるが、実際には小花のアボーションにより数次でその発達は停止することが多い。花序軸は、二つある苞葉腋芽（ $n+1$ ）がともに発達すれば2分枝となり、どちらか一方がアボートすれば分枝せずに1本の紐のように発達する。そして両方ともがアボートすると、花序発達は完全に止まる（第1-2図）。小花のアボーションは枝分かれした花序軸の分枝で必ずしも同時に起こるものではないので、小花のアボーションが起こる回数と部位により花序の構成は複雑になることになる。雌雄同株のペゴニア類は、雄花を数次分化した後、雌花を形成してその発達を終える（雌花の苞葉には腋芽がない）、という点で他のものと異なっている。ペゴニア類の場合は雌花の形成だけでなく、雄花のアボーションによっても発達が停止するので、最終的な花序の構成は他の岐散花序に比べさらに複雑なものとなる。

Simon(54)は、複雑なシステムの動態を解析する場合において、システムをいくつかの階層に分解することの有用性を述べている。細胞、組織、器官などのように個体全体が多くの階層的なシステムから成り立っている植物においては、階層分けは特に有用と考えられる。岐散花序は、再帰的パターンの繰り返しであるため、適当な大きさに階層をとると、いくつかの相同な部分に分割できる。構成が複雑で全体としてとらえにくい花序をより単純な階層の結合したものと考えれば、発達過程の



第1-1図. 岐散型分枝の模式図



第1-2図. 高次の分枝において観察される小花アボーションの様相

特徴的な現象や生育環境に対する花序構成の微妙な変化がとらえやすくなるものと思われる。

花序の階層分けについては、植物生態学などで生長をモデル化する際に使われる、unit、module、phytomerを術語として用いた(71)。最も大きな階層は観賞の対象となるいわゆる花全体とし、これを花序 (inflorescence) とした。その花序が単一の岐散花序ではなく、さらに複数個の岐散花序に分割できる場合、構成単位である個々の岐散花序を単位花序 (unit: 以後ユニットという) とした。花序をユニットに分割できる例としては、岐散花序の集合体であるボインセチア、カランコエ、シュクコンカスミソウ、あるいは密錐花序 (岐散花序を構成単位とする総状花序) などがあげられる。最も小さな階層は、小花、小花柄、花序軸、2枚の苞葉、二つの苞葉腋芽からなるフィトマー (phytomer) とした。モジュール (module) は、ユニットとフィトマーの中間的な階層としてもうけた。具体的な階層分けは各章において植物ごとに行ったが、典型的な例が第5章カランコエにおいて示されている。

第2節 花序発達の規則性と種の特異性並びに可変性

多種多様な岐散花序についてその構成と発達を一つ一つ調べ上げるのは、研究として効率的とはいえない。小花が発達途中でなんらかの原因によりアボートする結果、開花時の花序の構成は種や生育時期により変動するが、岐散花序における小花原基の分化発達パターンは非常に規則的である。したがって、花序の発達過程をシステマティックにとらえることにより、岐散花序の構成と発達そのものを一般論として帰納的に論じることができるようになる。

本研究では、花序構成の種間差異と環境変異を花序発達の規則性、特異性、可変性に着目して考察した。すなわち、いずれの岐散花序も遺伝的に岐散花序特有の発達パターン（規則性）を持っているが、種の形態的・生態的特性により、あるいは環境に対応した可変性により、その発達パターンが修正されて現われると考えた。

花序発達の規則性としては、生物物理的な観点(64,70)から調査を行った。Shinozaki(59)は、樹木の同化部分（葉）と非同化部分（幹・枝）とは力学的、機能的に一定の関係にあるとし、植物は仮想的な単位パイプからなるとする pipe model theoryを提唱した。花序もまた同様ではないかと考え、その種の自然開花期に、花序軸の直径（断面積）と花序の新鮮重、分化した小花の最高次数、総小花数などとの間の関係を調べた。また顕微観察により、発達する小花とアボートする小花の分化位置や形態にどのような関係があるかを調査した。

花序の発達過程における種の特異性としては、花序の発達速度、花序の着生方向、花序軸の分岐角度、花序のキャノピー（草冠）の形状、1株当たりの花序数、1花序当たりの小花数などを考えた。

花序発達の可変性については、規則性の調査で得られた数量的な関係が、季節や日長、温度、生長調節物質処理などによりどのように、またどの程度まで変化するかを調べた。その際、最も大きな問題として花序の相対生長（allometry）を検討した。花序の構成（かたち）が同じでありながら、花序の大きさ（花序軸の太さ、小花の大きさ）が異なるという相対生長は、花序発達をモデル化して考える場合の最も重要な現象であると考えた。また花序の可変性は、どの程度まで花序の人為的な制御が可能かを知る上で重要である。その植物の可変性を利用し、花序の観賞価値を高める制御方法もあわせて検討した。

第2章 ベゴニア・センパフローレンスの花序の構成と発達

ベゴニア・センパフローレンス (*Begonia semperflorens*) はブラジル原産で、ベゴニア類の中の繊根種に属する。原種は、半耐寒性の多年草で、高さが15~45cmになり、直立性で分枝は少ない。緑色で光沢のある葉は、やや尖った卵形ないしは丸みのある卵形で、長さが5~10cmになる。種小名 *sempervlorens* は常に開花するという意味で、その名のとおり四季咲き性である(28,52)。

ベゴニア・センパフローレンスは育種の歴史が古く、近縁種との交配や戻し交雑、一代交配がなされ、園芸的には現在、センパフローレンス群 (*Sempervlorens*)、グラキリス群 (*Gracilis*)、ヘテローシス群 (一代交配種) の大きく三つの品種群に分けられている(28,52)。いずれも改良がかなりすすんで観賞価値の高い品種が作出されており、今日では花壇や鉢植えになくはならない花となっている。

ベゴニア・センパフローレンスは雌雄同株であり、雄花と雌花からなる花序を葉腋に形成する(第2-20図)。花序の基本的な発達パターンは仮軸分枝型であり、雄花の苞葉腋芽が次の新たな花の原基となって発達する。苞葉は一つの雄花について2枚ずつある。低次の分枝ではふつうそれらの腋芽が両方とも発達し、その部位で花序軸が二つに分岐する。このような岐散型分岐が繰り返されると、花序は枝分かれの多い横に広がったものとなる。しかし分岐次数が高くなると、片方の腋芽がなんらかの原因により発達初期の段階でアボートし、花序軸は分岐せず、紐のように1本のまま発達するようになる。まれに雄花の二つの苞葉腋芽が両方とも同時にアボートし、花序の発達が部分的にその部位で停止する場合もある。そして、最終的に腋芽が雌花になると花序の発達は完全に停止する。雌花が形成されなければ、花序はそのまま発達を続け、縦に長いものとなる。最終的な花序の構成は、岐散型分岐の回数と雌花が着生する回数によって特徴づけられるが、これらは栽培環境により大きく変動する。

本章では、ベゴニア・センパフローレンスの花序の構成と発達に關与する要因を明らかにしようとした。

第1節 生長と花序発達の季節変動

ベゴニア属の花序は、苞葉腋芽が雄花になるか雌花になるかにより、花序におけ

る小花の性比が変動することから、これまで植物の性表現の研究にしばしば用いられてきた。したがって、ペゴニア属の花序の構成が環境条件により変動することについては、すでにいくつかの報告がある(20,39,42,49)。しかしこれらの報告では、環境による雄花と雌花の数の変動が主要な研究課題とされていて、花序の構成を決める、岐散型分岐の回数や雌花が着生する次数、1花序当たりの小花数などについてはほとんどふれられていない。また、ペゴニア類は栄養生長と生殖生長が並行してすすむため、花序の構成には調査時の株の大きさ、分枝の数、着生している花序の数が影響すると考えられるが、この点についても詳しい考察は行われていない。

そこで本節では、花序の発達に關与する内的・外的要因を明らかにするため、人為的に分枝株と無分枝株を作出し、調査時の株の大きさを揃えたうえで、それらの生長と花序の構成が季節によりどのように変動するかを調査した。

1. 材料および方法

1) 栽培方法

実験は4月から12月までの間に4回行った。銅葉系の‘紅玉’と緑葉系の‘かざり錦’を、1986年3月6日(実験1)、5月7日(実験2)、7月3日(実験3)、9月5日(実験4)に挿し木した。いずれも3.5号の素焼鉢でしばらく育苗した後、それぞれ4月15日、7月19日、8月8日、10月7日に5号の素焼鉢に鉢替えし、調査を開始した。施肥は、 $15\text{N}-8\text{P}_2\text{O}_5-17\text{K}_2\text{O}-2\text{MgO}-0.1\text{MnO}-0.1\text{B}_2\text{O}_3-6\text{CaO}-0.18\text{Fe}$ の肥料を水に溶かした液肥で与えた。N成分にして150ppmの液肥を1鉢当たり200ccずつ、7~10日間隔で与えた。栽培は12℃以上に加温したハウス内で行った。実験はすべて1区15鉢で行った。

2) 供試株の作出方法

ペゴニア・センパフローレンスのシュートは、いったん花序を形成すると、それより上位節の腋芽はすべて花序となる。新たなシュートとなる栄養芽はそれより低位節に形成される(4)。本実験ではこのようなペゴニア・センパフローレンスの生育特性を利用し、無分枝株と分枝株を作出した。無分枝株は、花序を着けたシュートから採穂し、3節を付けて天挿しすることにより得た。分枝株は、最下位の芽が栄養芽である枝を穂とし、同じく3節で天挿しすることにより得た。無分枝株、分枝株とも、実験開始時には目で見える花序をすべて切除した。

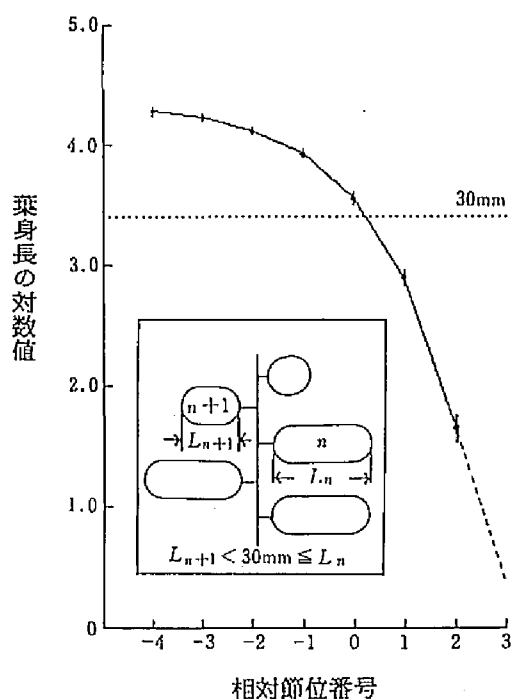
3) 生長の解析方法

植物体の生長速度を比較する指標としてプラストクロン・インデックス（以下PIとする）を用いた(12)。PIは、葉間期（plastochron）を補間法により連続変数化したもので、出葉速度や植物の齢あるいは発達ステージを測る指標として多くの研究に用いられている(2,36,43)。PIは以下の式により求められる。

$$PI = n + \frac{\log_e L_n - \log_e (\text{基準葉身長})}{\log_e L_n - \log_e L_{n+1}}$$

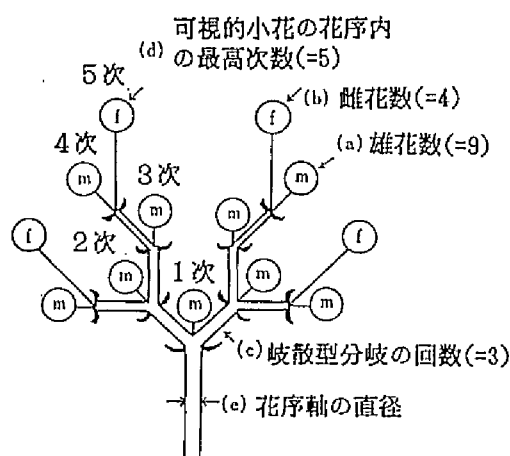
上式において、 n は基準葉身長以上の長さの葉につける番号で、ここでは相対節位番号とよんだ。 L_n 、 L_{n+1} はそれぞれ n 、 $n+1$ 番目の葉の葉身長で、 $L_{n+1} < \text{基準葉身長} \leq L_n$ の関係にある。なお、調査開始時の相対節位番号 n は0とした。すなわち、植物が生長するにつれ、 n は1、2、3…と増加していく。

基準葉身長は葉が指数関数的に生長している時の長さから選ばなければならない。そこで第2-1図に、15個体の‘紅玉’の葉身長の対数値を節位ごとにプロットした。



第2-1図. 基準葉身長の選定方法

相対節位番号は、葉身長が30mmより長い葉で最上のものを0番とした。図中の線分は標準誤差。



第2-2図. 花序の調査項目

図において葉身長の対数値が直線的に変化している部分が、葉が指数関数的に変化している範囲である。本実験では、植物を傷つけることなく、かつ正確に葉身長が測定できるように、基準葉身長を30mmとした。調査は5日間隔で、30mmを基準に、 L_n 、 L_{n+1} を測定し、 n を記録した。

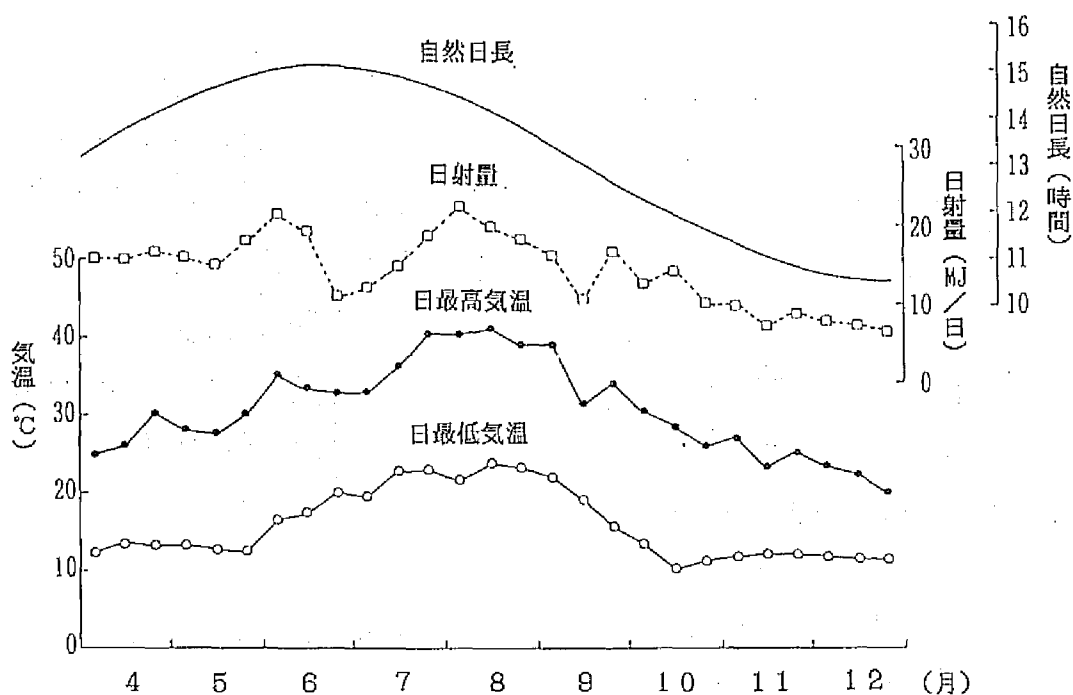
4) 花序の解析方法

花序は雌花の開花盛期を基準にサンプリングした。調査項目は、花序構成の変化がよくわかるように、(a)雄花数、(b)雌花数、(c)岐散型分岐の回数、(d)可視的小花の花序内の最高次数(発達次数)、(e)花序軸の直径とした(第2-2図)。なお、花序の着生節位は相対節位番号と一致する。

2. 結果

1) 実験期間中の気象要因の変動

第2-3図に実験期間中の日最高気温、日最低気温、全天日射量のそれぞれ10日ごとの平均値と自然日長を示した。日最高気温は20℃から40℃、日最低気温は12℃から22℃の間で推移した。なお、実験開始日から5月下旬まで、および10月中旬から実験終了日までにはハウスを加温したことにより日最低気温が12℃となっている。梅雨が明け始める7月上旬から温度が急激に上昇し、7月下旬から9月上旬までの

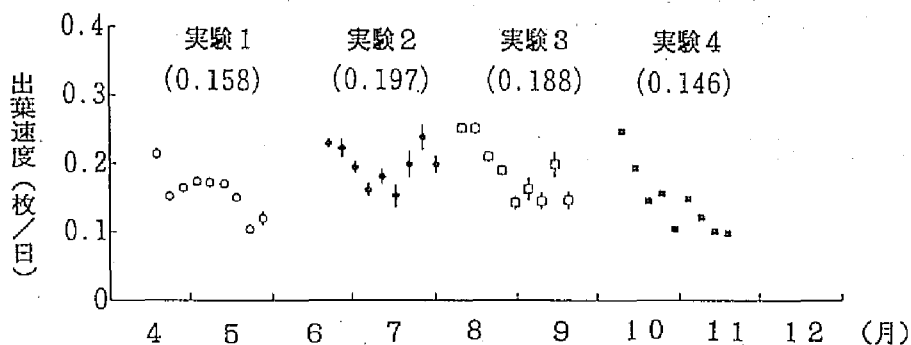


第2-3図. 実験期間中の気象要因の変動

間、日最高、最低気温はそれぞれ40°、22℃あたりで変動した。この期間中、日最低気温は25℃を超えることがしばしばあった。日長は夏至を対称に10.5時間から15.8時間の間で推移した。実験を行ったハウス内の日射量は、直接には測定しなかったが、ハウスの屋根に用いたプラスチックフィルムの光線透過率から全天日射量の約85%と推定した。全天日射量は、梅雨の時期を除き、夏至を基準にほぼ線対称で緩やかに変動した。全天日射量は梅雨に入ると22.1MJ/dayから11.2MJ/dayに急激に減少し、その後徐々に上昇して8月上旬の最高値22.9MJ/dayに達した。

2) 生長の季節変動

‘紅玉’と‘かざり錦’の結果はほぼ同様であったので、本節では‘紅玉’の結果のみを示した。‘紅玉’、‘かざり錦’とも広範な温度域でよく生育した。P Iの5日間の平均値から計算した出葉速度を第2-4図に示した。出葉速度は、株の大きさや着生している花序の数の影響を受けるため、実験ごとによりかなり変動したが、相対的に夏季で高くなる傾向があった。出葉速度(枚/日)の実験ごとの平均値は、0.158(実験1)、0.197(実験2)、0.188(実験3)、0.146(実験4)であった。



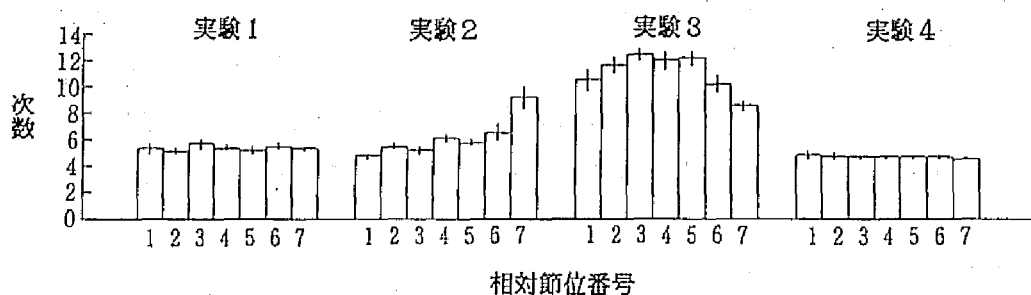
第2-4図. 出葉速度の季節変動(図中の線分は標準誤差)

3) 花序発達の季節変動

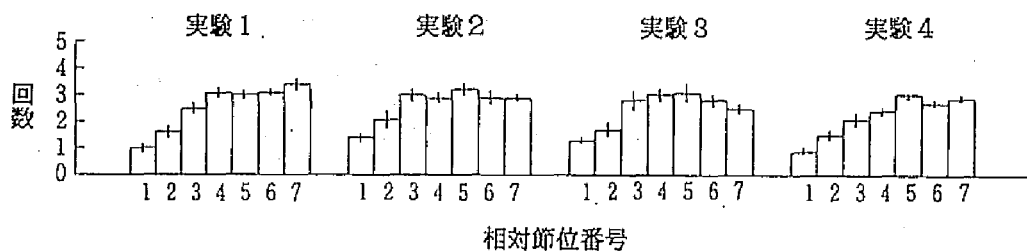
花序の構成は季節により大きく変動した。可視的小花の花序内の最高次数は、実験1ではほぼ一定であったが、実験2の中位節から徐々に上昇し始め、実験3の相対節位3でピーク(12.4)に達した後下降し、実験4では再び一定となった(第2-5図)。

岐散型分岐の回数は、四つの実験とも同じようなパターンで変化した(第2-6図)。いずれも、低節位すなわち株がまだ小さい頃は値が低く、株の生長とともに値が増え、相対節位3~4の花序で値が約3となった。

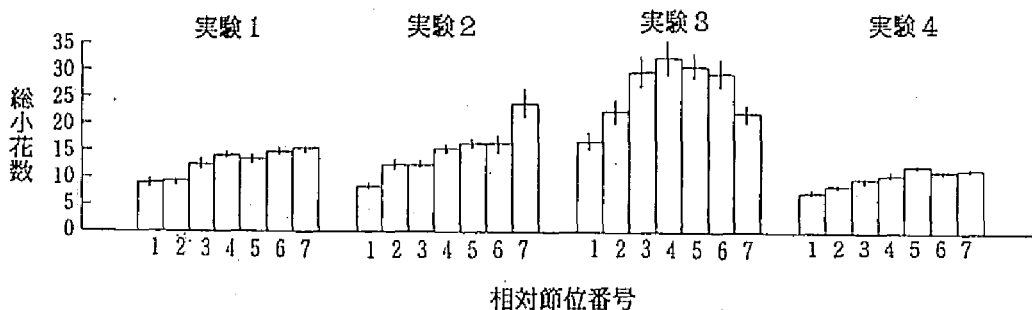
総小花数すなわち雄花と雌花の合計数は、可視的小花の花序内の最高次数と岐散型分岐の回数の変化を反映したパターンで変動した（第2-7図）。いずれも図には無分枝株の結果を示したが、花序構成の変動パターンは分枝株も同様であった。



第2-5図. 可視的小花の花序内の最高次数の季節変動（図中の線分は標準誤差）



第2-6図. 花序の岐散型分岐の回数の季節変動（図中の線分は標準誤差）

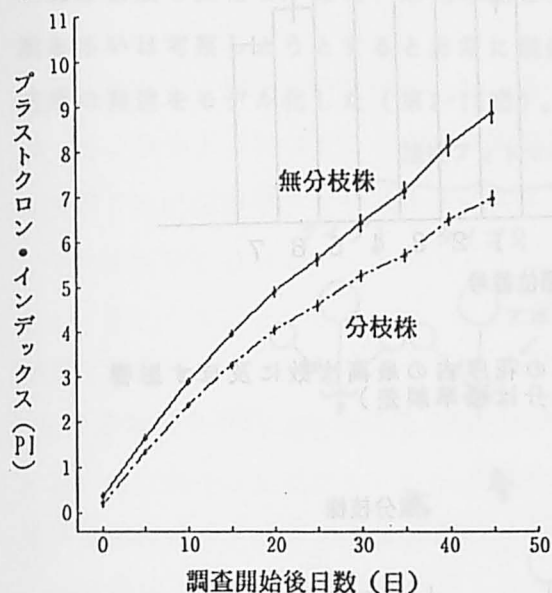


第2-7図. 花序の総小花数の季節変動（図中の線分は標準誤差）

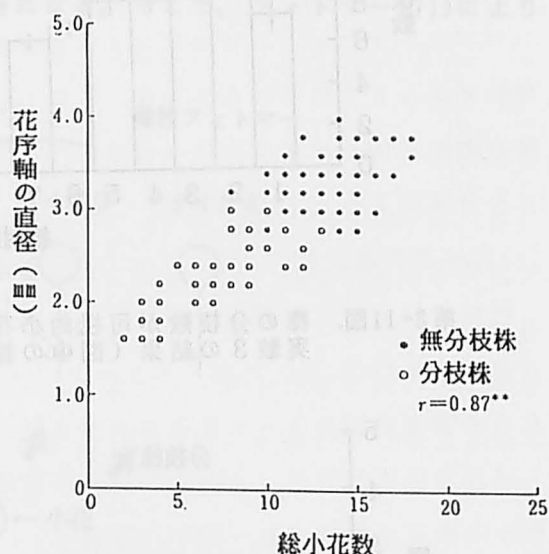
4) 株の分枝数が生長と花序発達に及ぼす影響

第2-8図に無分枝株と分枝株のPIの経時的変化を示した。図においてPIの傾きは出葉速度を表している。分枝株の出葉速度は、植物体が繁茂するにつれて徐々に低下した。その結果、実験終了時には無分枝株と分枝株の間に約2葉の差がついた。

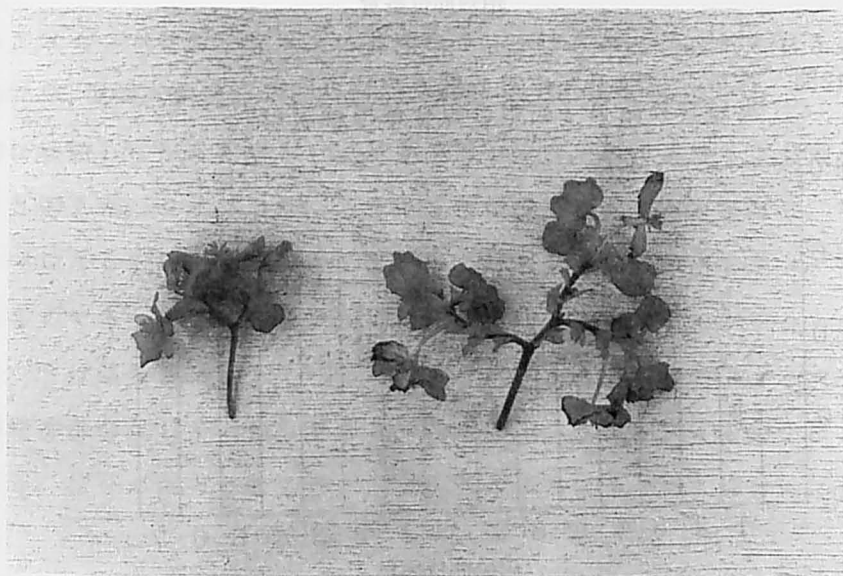
株の分枝数は花序の構成にも影響した。無分枝株の花序の方が分枝株の花序に比べ大きく（第2-9、2-10図）、可視的小花の花序内の最高次数が高く（第2-11図）、岐散型分岐の回数（第2-12図）、総小花数が多かった（第2-13図）。



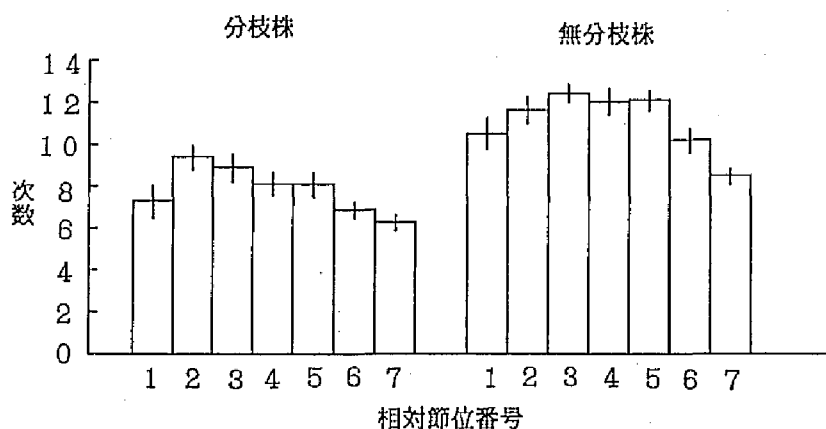
第2-8図. 無分枝株と分枝株のPIの経時変化
(図中の線分は標準誤差)



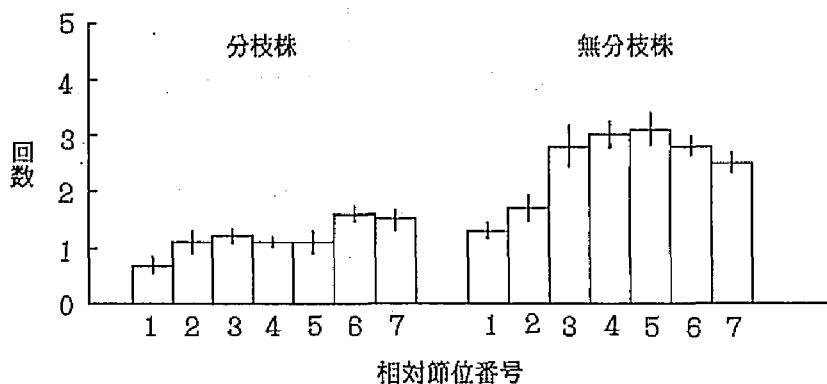
第2-9図. 花序軸の直径と総小花数との関係



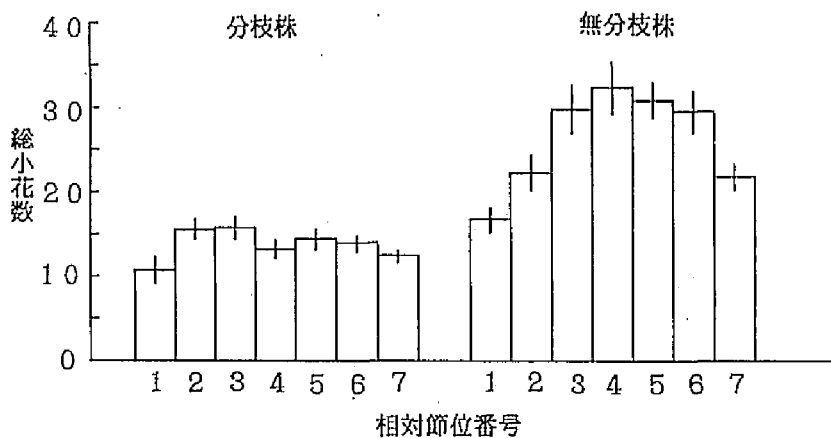
第2-10図. 分枝株の花序（左）と無分枝株の花序（右）



第2-11図. 株の分枝数が可視的小花の花序内の最高次数に及ぼす影響
実験3の結果 (図中の線分は標準誤差)。



第2-12図. 株の分枝数が花序の枝散型分岐の回数に及ぼす影響
実験3の結果 (図中の線分は標準誤差)。

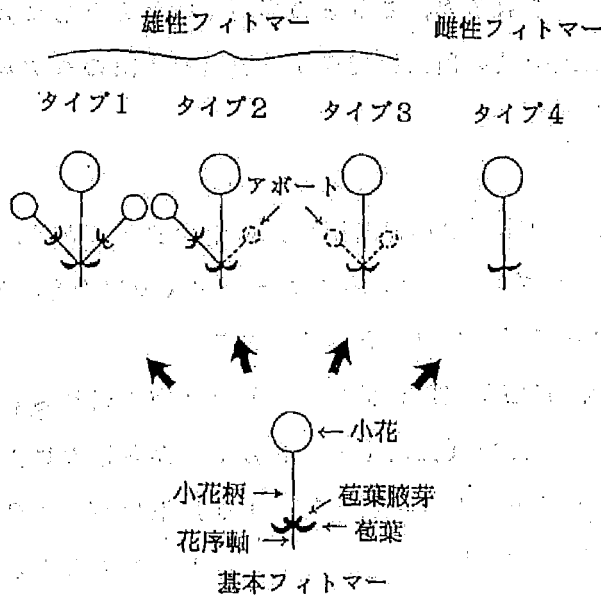


第2-13図. 株の分枝数が花序の総小花数に及ぼす影響
実験3の結果 (図中の線分は標準誤差)。

3. 考察

1) フィトマーによる花序の発達モデル

花序構成の変化を、雄花・雌花の数とそれらの着き方（花序における配列）で表現あるいは考察しようとするとは非常に煩雑になる。そこで、フィトマー(71)により花序の発達をモデル化した（第2-14図）。



第2-14図. フィトマーの構成とその変化

ペゴニア・センパフローレンスの花序のフィトマーは、基本的には1個の小花、1本の小花柄、2枚の苞葉、2個の苞葉腋芽、および花序軸からなる。フィトマーは直線的に連結しながら花序として発達していくが、環境条件により四つの形態に変化すると考えた。タイプ1は、二つある苞葉腋芽が両方とも発達し、次の次数のフィトマーになるものである。タイプ2は、片方の苞葉腋芽が発達し、片方がアボートするものである。タイプ3は、苞葉腋芽が両方ともアボートするものである。タイプ1～3は雄性的のフィトマーである。タイプ4は、雌性的のフィトマーで、苞葉をもつが腋芽は分化しないものである。花序はふつうタイプ4の着生により発達を停止するが、腋芽が両方ともアボートするタイプ3によっても部分的に発達を停止する。

花序は以上のような四つのフィトマーが連結したものと考えると、花序の構成と発達ならびにその変化が理解しやすくなる。例えば、多くのフィトマーが直線的に

連結すると、花序は発達次数の高い、縦に長いものとなる。タイプ1のフィトマーが繰り返して連結すると、花序は枝分かれの多いものとなる。雄花・雌花の数と比率は、連結するフィトマーの数とタイプによって決まる。

2) 花序の構成と発達に關与する要因

ペゴニア・センパフローレンスの花序の構成は、花序の発達次数と岐散型分岐の回数によって特徴づけられるが、これらの形質は季節とともに大きく変動した。花序の発達次数と岐散型分岐の回数に關与する要因を上記のモデルをつかって考察すると以下のようである。

(1) 花序の発達次数

温度、日長、日射量の季節変動が生殖生長に影響することは、多くの植物で報告されている(5,6,7)。ペゴニア・センパフローレンスの場合も、花序の発達次数はこれらの環境要因によって影響されると考えられる。

花序の発達次数を、花序が実際に分化発達した時期と対比させてみると、4月下旬から6月中旬までは一定で(実験1)、6月下旬から徐々に上昇し(実験2)、8月下旬をピークとして下降し(実験3)、10月下旬から12月中旬まで再び一定となった(実験4)。環境要因との関係でみると、このような発達次数の変動パターンは、温度とくに日最低気温の変動パターンとよく一致する。日長の変動パターンはかたちはよく似ているが、発達次数の変動パターンとは位相が大きくずれている。また日射量については、梅雨の間の減少パターンと発達次数の増加パターンが一致しない。より詳しい実験により確認する必要があるが、その変動パターンから日最低温度が発達次数の外的制御要因と考えられる。高い温度はフィトマーの雄性化を促進し、発達を続けるフィトマーであるタイプ1、タイプ2を連続的に着生させると考えられる。また、いずれの実験においても、無分枝株と分枝株の発達次数を比較すると、シンクの競合が少ないと考えられる無分枝株の方が発達次数が高かった。この結果から、発達次数の内的制御要因として、同化産物量が考えられる。

(2) 岐散型分岐の回数

岐散型分岐の回数はタイプ1のフィトマーの着生数に等しい。タイプ1のフィトマーが多く着けば着くほど花序は分岐の多い、横に広がったものとなる。タイプ1の数は株の大きさや分枝株無分枝株によって異なった。実験開始後まだ植物が小さいとき、あるいは分枝株が繁茂してシュートが細く弱勢になったとき、花序はタイ

ブ1の少ないものとなった。一方、よく生長した無分枝株はタイプ1の多い大きな花序を着けた。タイプ1のフィトマー数、すなわち岐散型分岐の回数は、花序へ分配される同化産物が多いときに多くなると考えられる。ふつう、フィトマーは次数が高くなるにつれ、タイプ1→タイプ2→タイプ3と変化していく。同化産物が不足するとフィトマーはこの順で変化すると考えられる。

第2節 要因試験

前節の実験において、ペゴニア・センパフローレンスの花序の構成が季節により大きく変動することが示された。花序の発達次数には温度が、岐散型分岐の回数には同化産物量がおもに関与していると考えられたが、他の要因については不明な点が多い。そこで、季節変動する要因について、‘紅玉’の無分枝株を用い、1因子あるいは2因子の要因試験を行い、花序発達に関与する要因を明確にしようとした。

1. 摘葉処理が生長と花序発達に及ぼす影響

1) 材料および方法

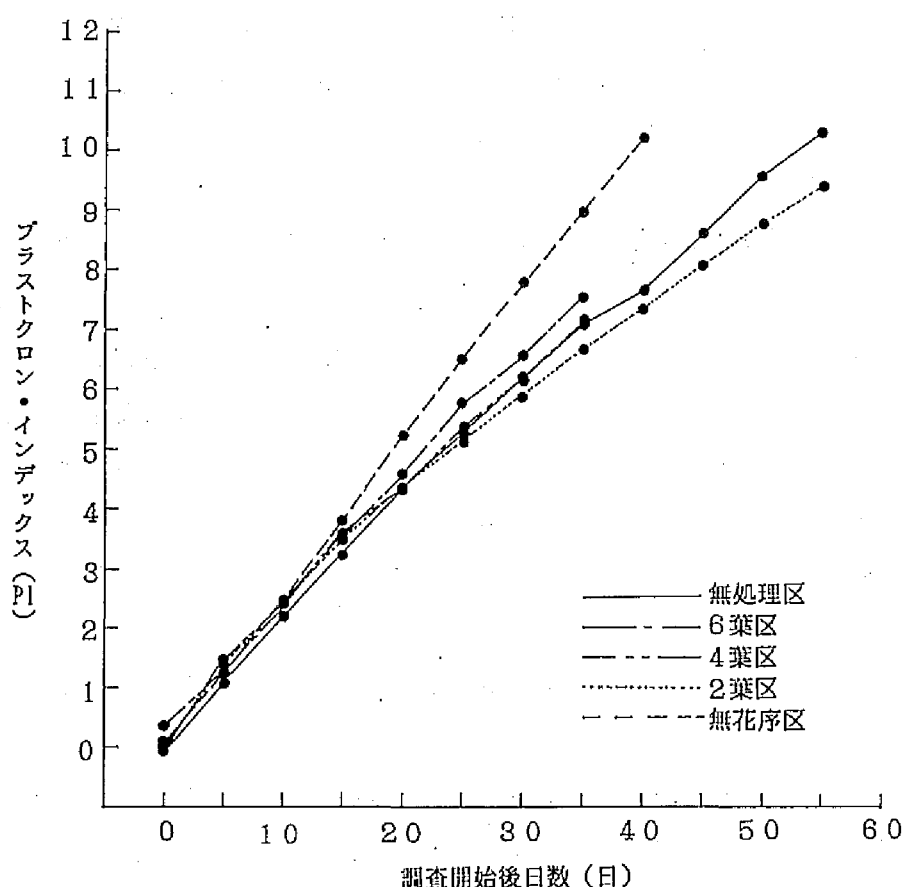
1986年6月21日に押し木し、7月5日に3.5号鉢に鉢上げし、7月22日に5号鉢に鉢替えした。灌水施肥などの栽培管理は第1節に準じて行った。7月28日に摘葉処理を行い、調査を開始した。処理区は、無処理区、基準葉身長30mm以上の葉を2枚つけた区、4枚つけた区、6枚つけた区、および実験期間中目に見える花序をすべて切除し続ける無花序区の5区とした。なお、摘葉区はつねに定めた葉数に維持するため、新葉が30mmに達した時、順次最下位の葉を切除した。実験は1区15個体で行った。

2) 結果および考察

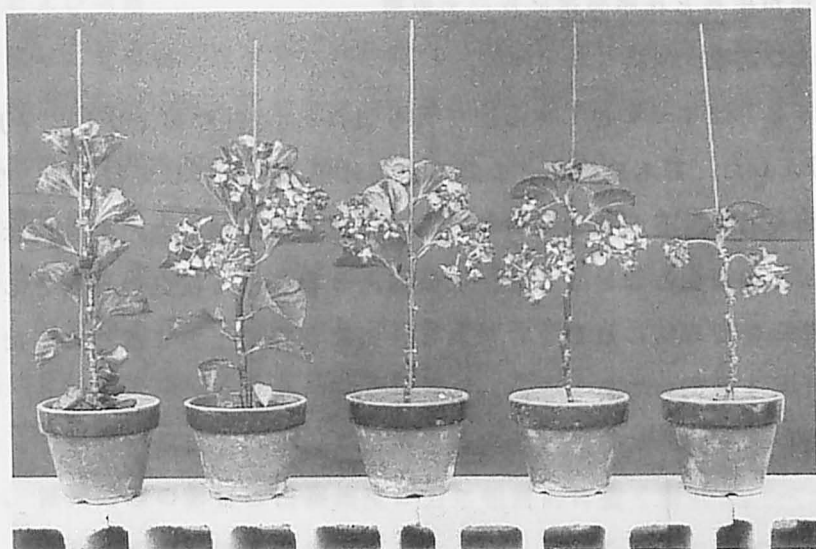
摘葉処理および花序の切除処理は出葉速度に大きく影響した(第2-15、2-16図)。無処理区に比べ、出葉速度が6葉区は速くなり、4葉区は同じになった。成葉を切除したにもかかわらずこのような結果になったのは、残された上位のより若い成葉の光合成活性が高まったためではないかと考えられる(21)。2葉区は無処理区に比べ有意に出葉速度が低下した。55日間の処理では約1葉の差となった。ペゴニア・センパフローレンスの生長には葉が最低4枚は必要で、2枚では栄養生長に影響がでると考えられる。一方、シンクである花序を切除した無花序区は、無処理区に比べて出葉速度が速まった。無処理区の出葉速度は植物体の生長とともに徐々に遅

くなって行くが、無花序区の出葉速度はほぼ一定の速さで推移した。その結果、処理開始40日後には無花序区と無処理区の間に2.5葉の差がついた。

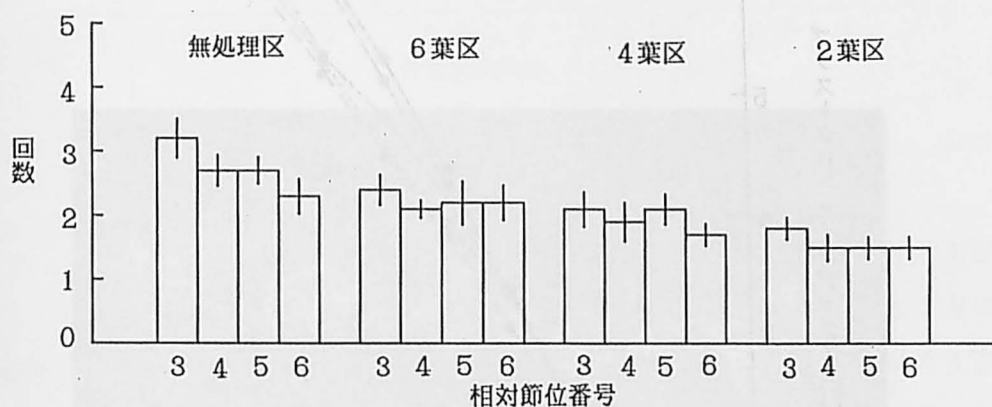
摘葉処理は岐散型分岐の回数に影響した。残された葉の枚数が少なくなるほど、岐散型分岐の回数は減少した(第2-17図)。本実験の結果から、同化産物量が岐散型分岐の回数に影響することが確認された。雌花数も残された葉の枚数が少なくなるほど減少した(第2-18図)。本実験は夏の高温期に行われたため、花序の発達次数が非常に高く、かつ総小花数が多くなった。そのため、個体のばらつきや測定誤差が大きくなり、摘葉処理が発達次数と総小花数に及ぼす厳密な影響は明らかにすることができなかった。



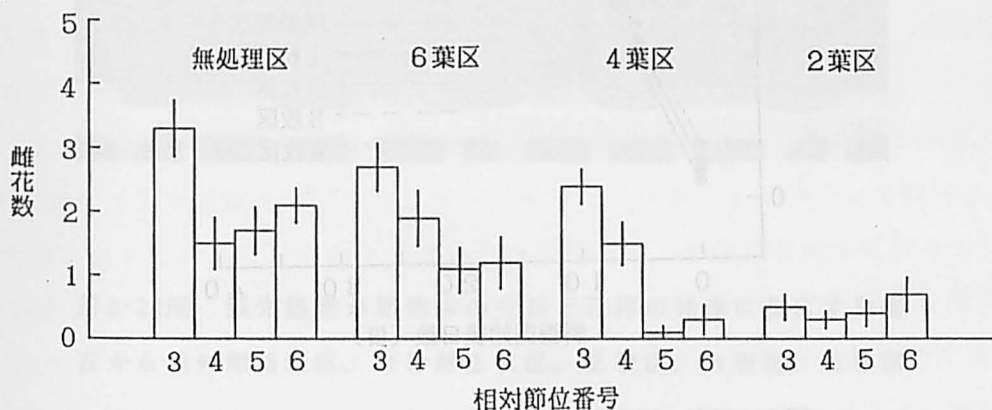
第2-15図. 摘葉処理および花序の切除処理が出葉速度に及ぼす影響



第2-16図. 摘葉処理および花序の切除処理が植物体の生長と花序の発達に及ぼす影響
左から順に無花序区、無処理区、6葉区、4葉区、2葉区。



第2-17図. 摘葉処理が花序の岐散型分岐の回数に及ぼす影響 (図中の線分は標準誤差)

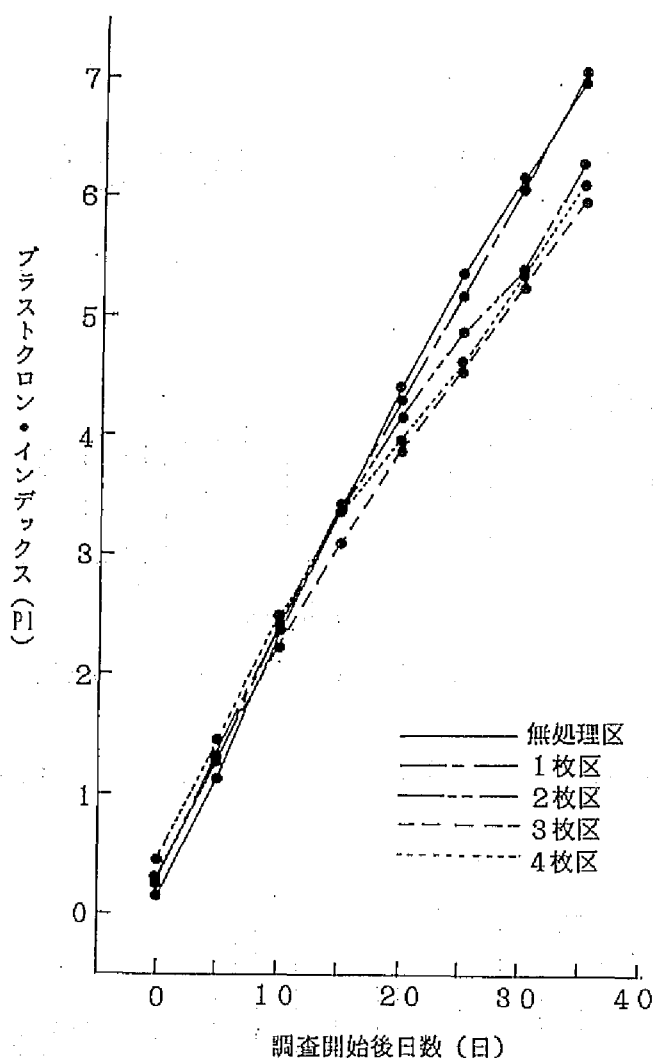


第2-18図. 摘葉処理が花序の雌花数に及ぼす影響 (図中の線分は標準誤差)

2. 減光処理が生長と花序発達に及ぼす影響

1) 材料および方法

1986年6月21日に挿し木し、7月5日に3.5号鉢に鉢上げし、7月23日に5号鉢に鉢替えした。灌水施肥などの栽培管理は第1節に準じて行った。7月24日から減光処理を行い、5日後の7月29日から調査を開始した。処理区は、無処理区、遮光率51%の黒色寒冷紗1枚区、2枚区、3枚区、4枚区の5区とした。減光処理は、寒冷紗を処理区の枚数だけ重ねて、処理個体の上方を覆うことにより行った。実験は1区15個体で行った。

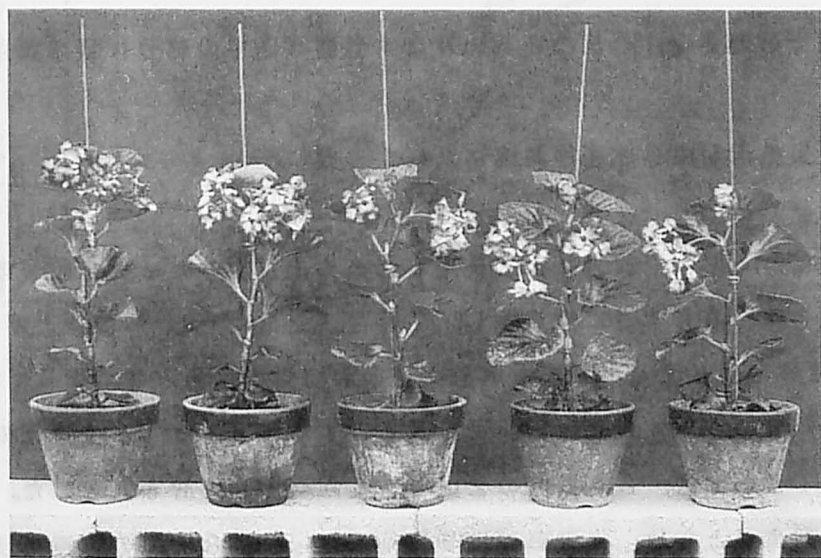


第2-19図. 減光処理が出葉速度に及ぼす影響

2) 結果および考察

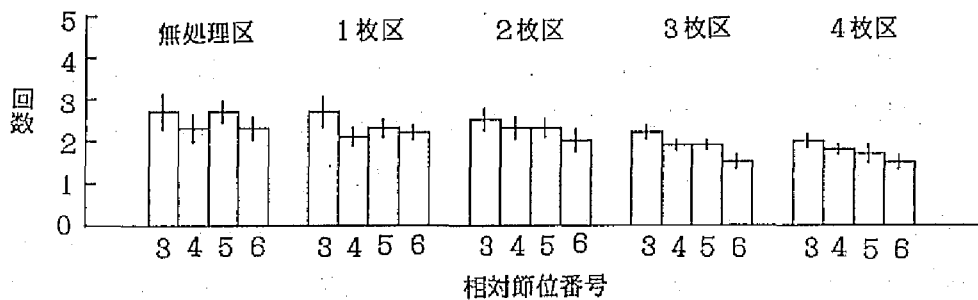
出葉速度は、寒冷紗1枚区では無処理区と有意な差は認められなかった。しかし、寒冷紗2枚以上の区では、出葉速度は無処理区に比べて有意に遅れ、35日間の処理では葉数にして約1枚の差がでた(第2-19、2-20図)。

花序の構成については、寒冷紗の枚数が増えるにつれ、岐散型分枝の回数ならびに総小花数が減る傾向にあったが、それほど強い影響は認められなかった(第2-21、2-22図)。可視的小花の花序内の最高次数と雌花数には有意な差は認められなかった。結果的に、本実験のような処理方法では、反射光や側方からの光により、それほど大きく日射量が減少しなかったと考えられる。出葉速度と花序構成の変化を比較すると、減光処理の影響は出葉速度の方に相対的に強く現れた。ペゴニア・センバフローレンスの場合、同化産物が不足すると、生殖生長より栄養生長の方が強く抑制されるのではないかと考えられる。

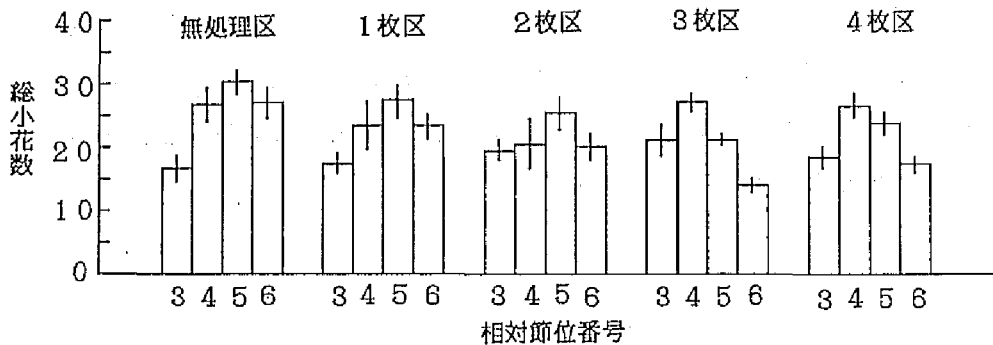


第2-20図. 減光処理が植物体の生長と花序の発達に及ぼす影響

左から順に無処理区、寒冷紗1枚区、2枚区、3枚区、4枚区。



第2-21図. 減光処理が花序の岐散型分岐の回数に及ぼす影響 (図中の線分は標準誤差)



第2-22図. 減光処理が花序の総小花数に及ぼす影響 (図中の線分は標準誤差)

3. 温度・日長処理が生長と花序発達に及ぼす影響

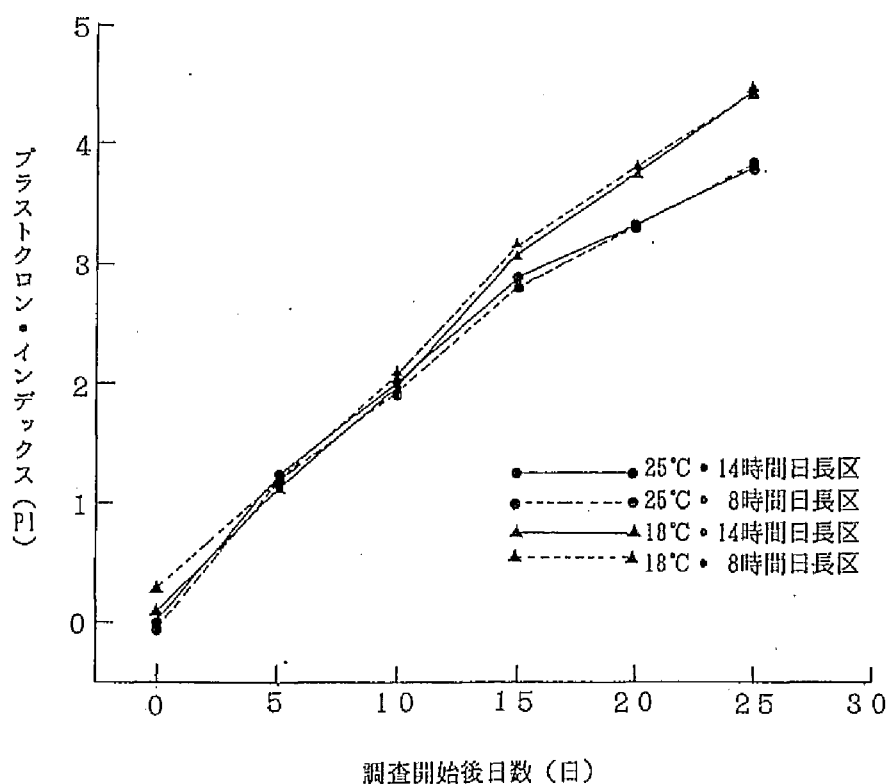
1) 材料および方法

温度と日長についてはそれらの交互作用も含めて検討するため、2因子の実験とした。1986年10月4日に挿し木し、10月31日に3.5号鉢に鉢上げし、11月15日に5号鉢に鉢替えした。灌水施肥などの栽培管理は第1節に準じて行った。

処理区は、温度について日最低気温を25℃とする区と18℃とする区の2区、日長について14時間区、8時間区の2区で、組み合わせて計4区とした。なお、昼温が30℃を超えたときは、換気扇により換気を行った。8時間の日長処理は、16:30から8:30までの間(16時間)、シルバーポリエチレンで遮光することにより行った。14時間の日長処理は、8時間区と日射量に大差が生じないように8時間区と同様にシルバーポリエチレンで遮光を行い、遮光した室内で16:30から22:30まで20Wの蛍光灯で補光することにより行った。処理は11月18日に開始し、調査は処理の影響が現れ始める11月29日から行った。実験は1区9個体で行った。

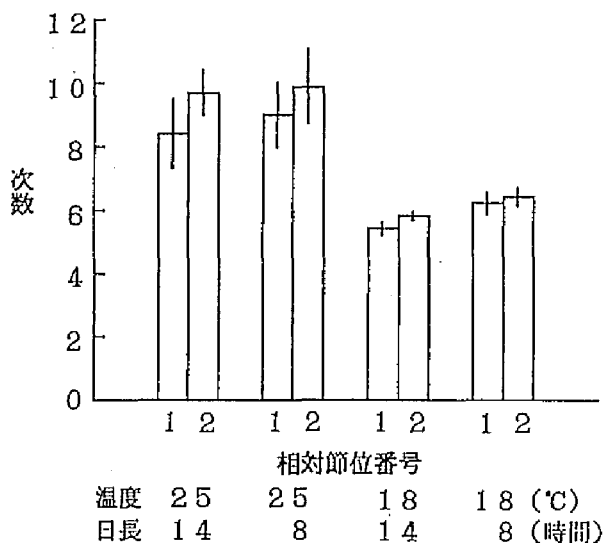
2. 結果および考察

出葉速度には日長の影響は認められなかったが、草丈は14時間日長区の方が高くなる傾向があった。温度については、日最低温度25℃区の方が18℃区に比べて出葉速度が遅かった。昼温はすべての区で同じであったことから、25℃区で出葉が遅れたのは、高夜温による同化産物の消耗が18℃区に比べて激しかったのではないかと考えられる。なお、出葉速度に対する温度と日長の交互作用は認められなかった(第2-23図)。

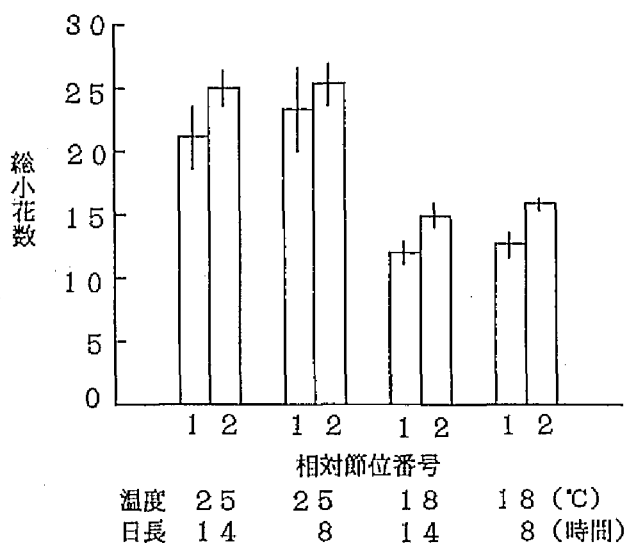


第2-23図. 温度・日長処理が出葉速度に及ぼす影響

花序の構成に対しても日長の影響は認められなかった。温度については、高温の25℃区で花序の発達次数が著しく高まった(第2-24図)。その結果、総小花数も有意に増加した(第2-25図)。花序の構成と形態は夏季に形成されるものと類似していた。本実験の結果から、花序の発達次数には温度とくに日最低気温(夜温)が影響することが確認された。



第2-24図. 温度・日長処理が可視的小花の花序内の最高次数に及ぼす影響
(図中の線分は標準誤差)



第2-25図. 温度・日長処理が花序の総小花数に及ぼす影響
(図中の線分は標準誤差)

4. 生長調節物質散布処理が生長と花序発達に及ぼす影響

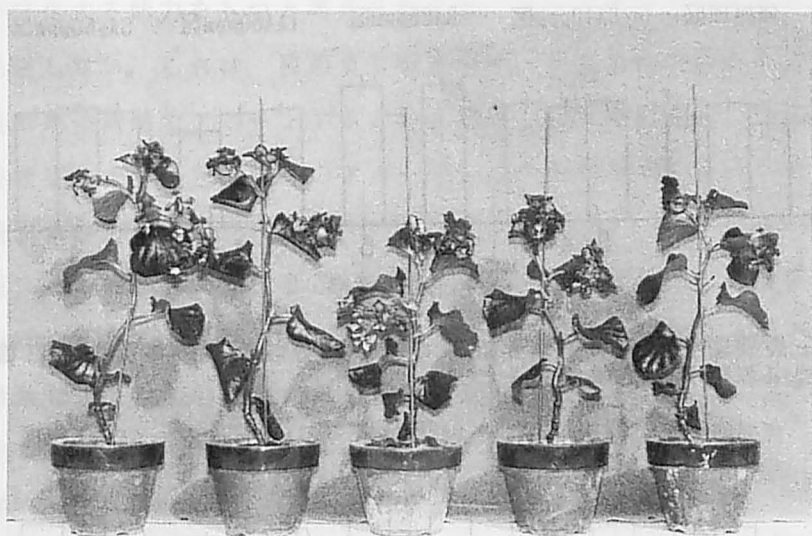
1) 材料および方法

1986年8月29日に挿し木し、9月18日に3.5号鉢に鉢上げし、10月6日に5号鉢に鉢替えした。灌水施肥などの栽培管理は第1節に準じて行った。

処理区は、無処理区、BA 10ppm区、25ppm区、IAA 50ppm区、GA₃ 50ppm区の5区とした。IAAは少量のエタノールで、BAとGA₃は少量の1N水酸化ナトリウム水溶液で溶解し、pHを塩酸で6.5~7.5に調整した後、脱塩水で各濃度に希釈した。なお、葉液には展着剤としてTween20を0.1% (v/v) 加えた。散布は、10日間隔で、葉液が葉から滴り落ちる程度に行った。10月11日に第1回の散布を行い、調査を開始した。実験は1区12個体で行った。

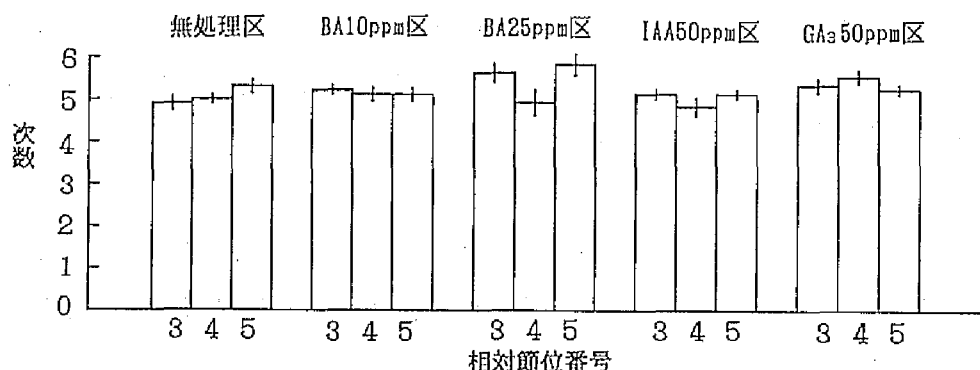
2) 結果および考察

生長調節物質はPIにはまったく影響しなかったが(データ省略)、草丈には影響した。草丈は節間伸長が変化したことにより、BAでは濃度が高い区で低く、IAA区、GA₃区で高くなった(第2-26図)。

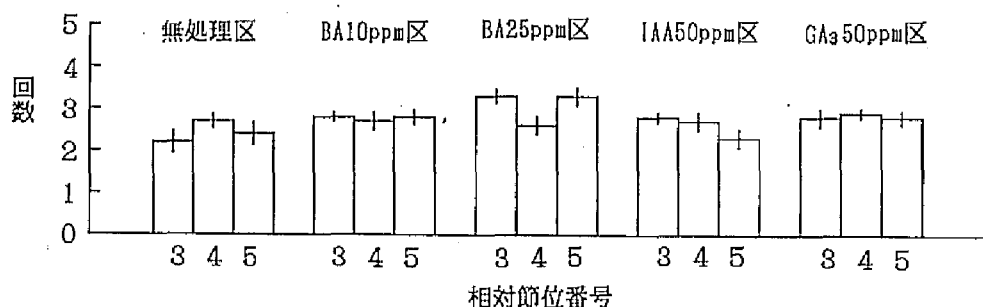


第2-26図. 生長調節物質散布処理が植物体の生長と花序の発達に及ぼす影響
左から順に GA₃ 50ppm区、IAA 50ppm区、BA 25ppm区、BA 10ppm区、無処理区。

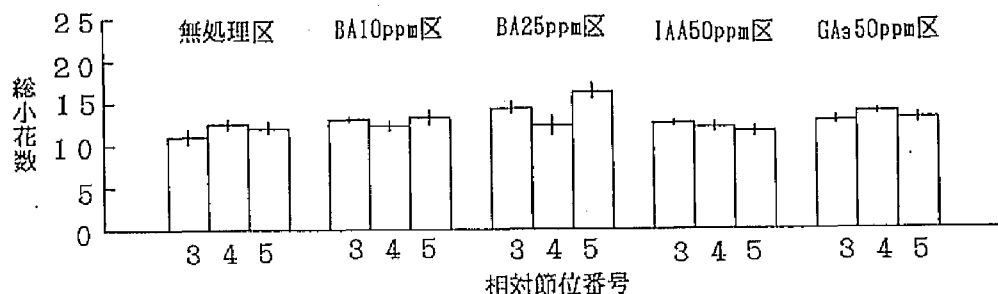
花序の構成は、BA 25ppm区で、目で見える小花の最高次数が若干高くなり（第2-27図）、岐散型分岐の回数（第2-28図）、総小花数（第2-29図）が増えた。個体数は少なかったが、BA 25ppm区には夏季にみられたような著しく発達次数の高い花序が認められた。本実験の結果から、ペゴニア・センパフローレンスの花序の発達に内生サイトカイニンの関与が示唆される。GA₃により小花柄が伸びる傾向があったが、花序の構成には顕著な変化はなかった。IAAも花序構成に有意な影響は及ぼさなかった（第2-30図）。



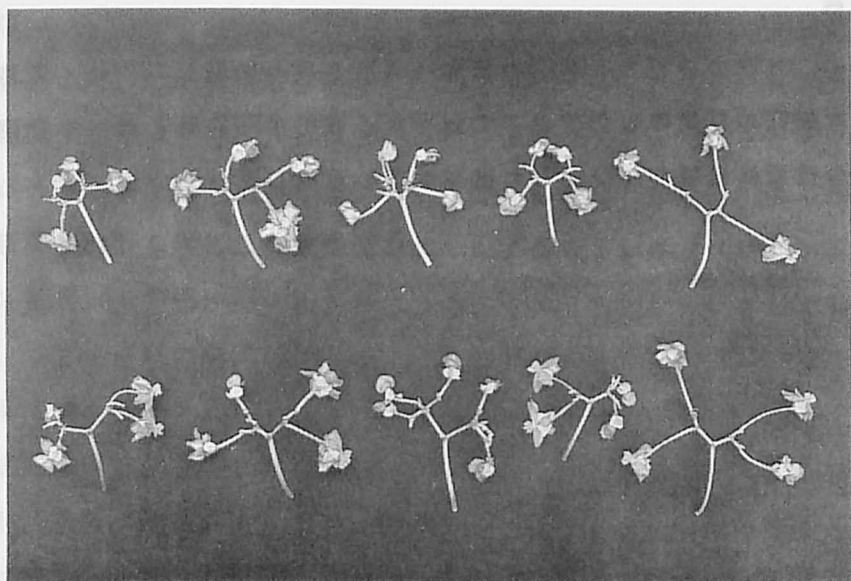
第2-27図. 生長調節物質散布処理が可視的小花の花序内の最高次数に及ぼす影響（図中の線分は標準誤差）



第2-28図. 生長調節物質散布処理が花序の岐散型分岐の回数に及ぼす影響（図中の線分は標準誤差）



第2-29図. 生長調節物質散布処理が花序の総小花数に及ぼす影響（図中の線分は標準誤差）



第2-30図. 生長調節物質散布処理が花序の構成に及ぼす影響
左から順に無処理区、B A 10ppm区、B A 25ppm区、I A A 50ppm区、G A 50ppm区。

第3節 形態観察

ペゴニア・センパフローレンスの雄花は、苞葉を2枚ずつもつことから、腋芽も二つずつ分化する能力をもつと考えられるが、3～4次以上の高次では、腋芽は片方しか発達しない。これは、前節までの実験で、同化産物の競合により、片方の腋芽が発達初期の段階でアボートするためと推察した。本節では、外部形態と内部形態の顕微観察により、苞葉腋芽のアボーションの様相を明らかにしようとした。

1. 材料および方法

‘紅玉’の木箱植えの親株を用いた。目で見える小花の次数を基準に、さまざまな発達段階の花序をサンプリングし、F A Aにより固定した。外部形態はそのまま実体顕微鏡により検鏡した。内部形態は、常法によりパラフィン切片を作成し、ヘマトキシリンで染色したのち検鏡した。

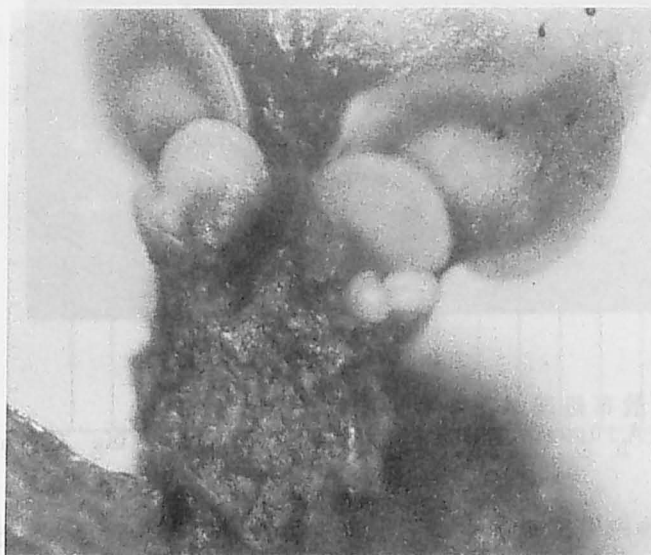
2. 結果

1) 外部形態

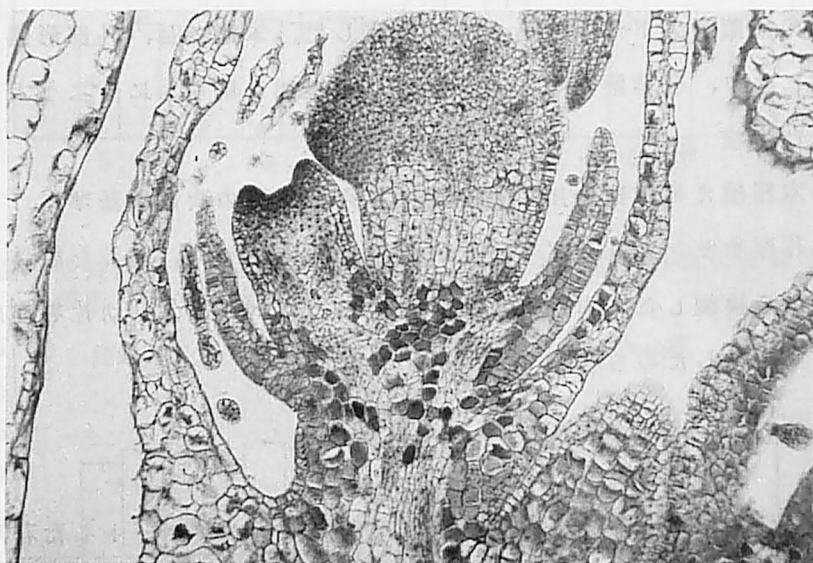
第2-31図に、2次目から片方の苞葉腋芽（小花原基）がアボートした花序の実体顕微鏡写真を示した。2次以降の小花原基は花序軸の伸長方向（紙面手前側）に対してジグザグ状に配列し、花序は互散型分岐で発達していた。

2) 内部形態

第2-32図に、3次の雄花とその苞葉腋芽（4次小花の原基）の分化・発達様相を示した。3次雄花の左側の苞葉ではその腋芽が4次小花原基となって発達しているが、右側の苞葉には腋芽が分化した痕跡は認められなかった。



第2-31図. 2次目から片方の苞葉腋芽がアボートした花序の実体顕微鏡写真



第2-32図. 3次の雄花とその苞葉腋芽（4次小花の原基）の分化・発達様相

3. 考察

外部形態と内部形態の観察結果から、ペゴニア・センパフローレンスの場合、花序が互散型分岐となるのは、苞葉腋芽が発達途中でアボートするためではなく、苞葉腋芽が最初から分化しないためであることが明らかとなった。他の岐散花序では2枚の苞葉に対して常に二つずつ腋芽が分化することから、ペゴニア・センパフローレンスは種として例外的であるといえる。苞葉腋芽が最初から分化しないという性質は、ペゴニアが雌雄同株であり、小花の性が花序の発達途中で雄花から雌花に転換するという花序の発達特性に由来するのではないかと考えられる。ペゴニアの雌花は雄花と同様に苞葉をもつが、腋芽は分化しない。このような腋芽を分化しない性質が、花序が発達とともに雄性から雌性へと転換していく過程で雄花にも現れるのではないかと考えられる。

第4節 ペゴニア・センパフローレンス花序の構成と発達特性（要約）

ペゴニア・センパフローレンスの花序の基本的な発達パターンは仮軸分枝型で、雄花の苞葉腋芽が次の次数の雄花あるいは雌花の原基となって発達する。苞葉は一つの雄花について2枚ずつあるが、それらの腋芽は雄花の次数や栽培条件によって、両方とも発達したり（岐散型分岐）、片方しか発達しなかったり（互散型分岐）、あるいは両方とも発達しなかったりする（花序発達停止）。また花序の発達次数も栽培条件により大きく変動する。

以上のことから、最終的な花序の構成は岐散型分岐の回数と花序の発達次数によって特徴づけられるが、花序の複雑な発達様相をより分かりやすくするため、本実験においてフィトマーによる発達モデルを考案した。

フィトマーは雄性のフィトマーと雌性のフィトマー（タイプ4）に分けられ（第2-14図）、さらに雄性のフィトマーは腋芽が両方とも発達するもの（タイプ1）、片方しか発達しないもの（タイプ2）、両方とも発達しないもの（タイプ3）に分けられる。フィトマーの連結が花序の発達であるとみなすと、ペゴニア・センパフローレンスの花序の発達特性は以下のようにまとめられる。

1. 岐散型分岐の回数

同化産物の競合が起こりやすい分枝株と競合の起こりにくい無分枝株を対比した実験、および摘葉処理と減光処理の実験において、同化産物が不足すると、フィト

マーはタイプ1→タイプ2→タイプ3へと変化した。花序の岐散型分岐の回数は、腋芽が両方とも発達するタイプ1の連結した個数に等しいが、この個数は同化産物の量によって変動した。花序に分配される同化産物が多いと、タイプ1の数が多くなり、花序は枝分かれの多い、横に広がったものになった。

2. 花序の発達次数

花序の発達次数は、フィトマーが縦に連結した個数に等しい。花序の発達は、雄性のタイプ3で停止することはまれで、ほとんど場合、雌性のタイプ4の着生により停止する。花序はフィトマーが雌性のタイプ4にならず、雄性のタイプ1、タイプ2になるかぎり発達を続けるが、このフィトマーの性表現には温度、特に夜温が強く影響していた。高温により、フィトマーは雄性化し、花序の発達次数が高くなった。また同化産物量も温度に比べると弱い、フィトマーを雄性化する傾向があった。

なお、日長は花序の構成に影響せず、日射量は相対的に同化産物を多くするという点で間接的に花序の構成に影響した。

第3章 ベゴニア・ルツェルナの花序の構成と発達並びにその制御

ベゴニア・ルツェルナ (*Begonia × lucerna hort.*) は織根性木立種のケーン・タイプ (Cane Type) に属する。茎はタケのように細長く、直立して強剛である。葉は左右不同のエンゼルウィング型で、長さ25~30cm、幅12~15cmの大きさになる(第3-5図)。暗緑色の地に灰色の斑点が入り観葉植物としても観賞価値が高い。四季咲き性で、温度が適当であれば年中開花する。花序は雄花と雌花からなる岐散花序であるが、花数が非常に多く、雌花の満開時には巨大な花房となる(28, 52)。ベゴニアは多くの愛好家やブリーダーにより年々いろいろな品種が作出されているが、ベゴニア・ルツェルナはその片親としてよく用いられている。わが国へは1960年頃に導入されたが、現在では鉢物として営利生産されている。

ベゴニア・ルツェルナの花序は、初めに雄花だけの岐散型分岐を4~6回繰り返した後、雌花を着生して発達を停止する。雄花は開花後ただちに脱落するので、花として観賞するのはおもに房状に垂れ下がり、寿命の長い雌花である。花序は岐散型分岐の回数が増えるほど、雌花の数が増え、豪華で観賞価値の高いものとなる。

本章では、ベゴニア・ルツェルナの花序の発達特性を明らかにするとともに、B A散布による発達の制御を試みた。

第1節 形態観察

ベゴニア・ルツェルナは、岐散型分岐が非常に安定している。他の岐散花序では、二つある苞葉腋芽の片方がアボートしやすく、岐散型分岐による花序軸の枝分かれは低次で停止して互散型になる。例えばポインセチアでは1~2回の岐散型分岐しか起こらず、その後は互散型分岐となる。このように同じ岐散花序でありながら、片方の苞葉腋芽がアボートしやすい種としにくい種がある。苞葉腋芽が分化し小花に発達していく過程で、両者の間になんらかの形態的な差異があるのではないかと考えられる。本節では、岐散型分岐が安定していて苞葉腋芽がアボートしないベゴニア・ルツェルナについて花序の発達過程を顕微観察した。苞葉腋芽がアボートしやすいポインセチアについては第4章で説明する。

またベゴニア類では、両性具有の奇形花を生じたり、雌花が苞葉腋芽をもちさら

に新たな雌花を分化するなど異常な発達が多い。そこで、小花の性がどのステージで決まるのかを明らかにするため、小花原基の発達過程も経時的に観察した。

1. 材料および方法

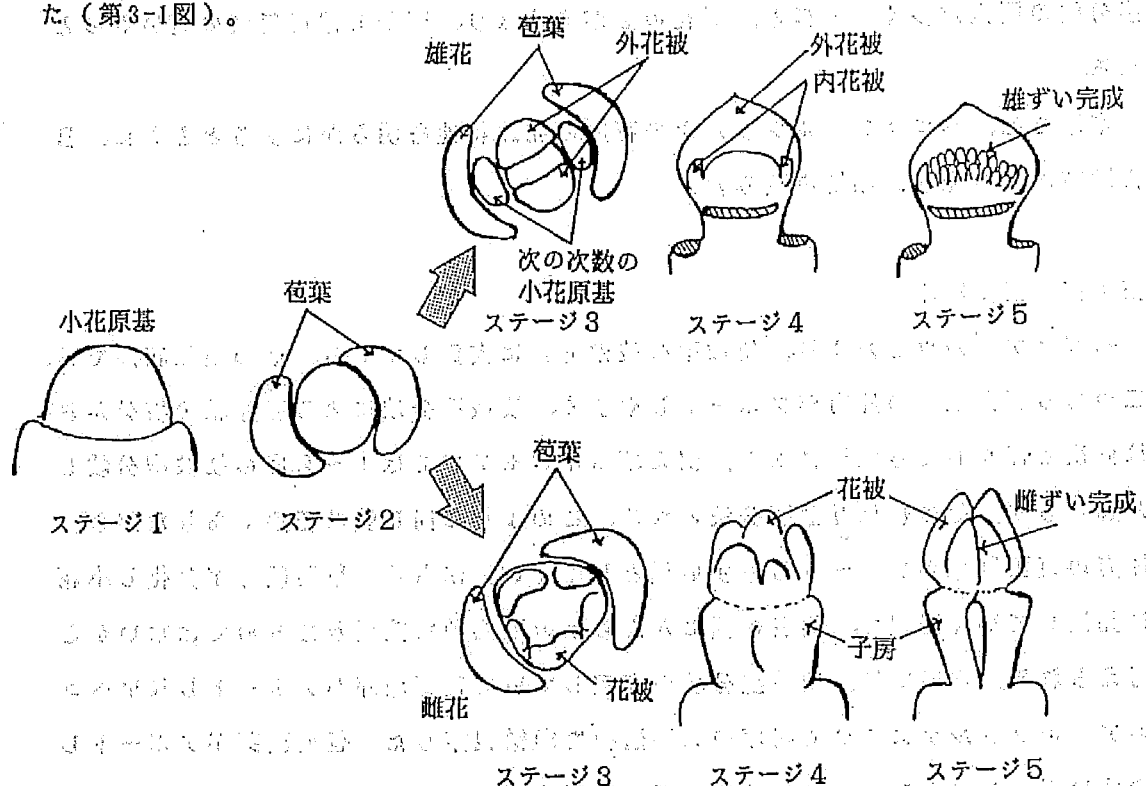
ペゴニア・ルツェルナを1984年4月10日に押し木し、5月2日に36cm×60cm×深さ12cmの木箱に定植した。必要に応じて液肥を与え、そのまま1年生株として栽培した。冬季は12℃以上に加温したハウス内で栽培し、1985年の5月から6月にかけて分化した花序を観察材料として用いた。

花序は、各次数の小花が肉眼で見えるステージを目安として、さまざまな発達程度のものをサンプリングした。サンプルは、走査型電子顕微鏡により検鏡するため、F A Aで固定した後、エタノールで常法により脱水し、酢酸イソアミルに置換、臨界点乾燥を行った。なお、コーティングは金パラジウムで行った。

2. 結果および考察

1) 小花の発達ステージ

検鏡の結果、ペゴニア・ルツェルナの小花の発達ステージを以下の5段階に分けた(第3-1図)。



第3-1図 小花の発達ステージ

(1)ステージ 1 …小花原基が分化する (第3-2図-a)。

(2)ステージ 2 …苞葉原基が分化する (第3-2図-b)。

(3)ステージ 3 …小花に性の分化が起こる。

雄花: 2枚の外花被片が形成され、その両側の下に次の次数の小花原基が分化する (第3-2図-c)。

雌花: 5枚の花被片の原基が分化する (第3-2図-d)。

(4)ステージ 4

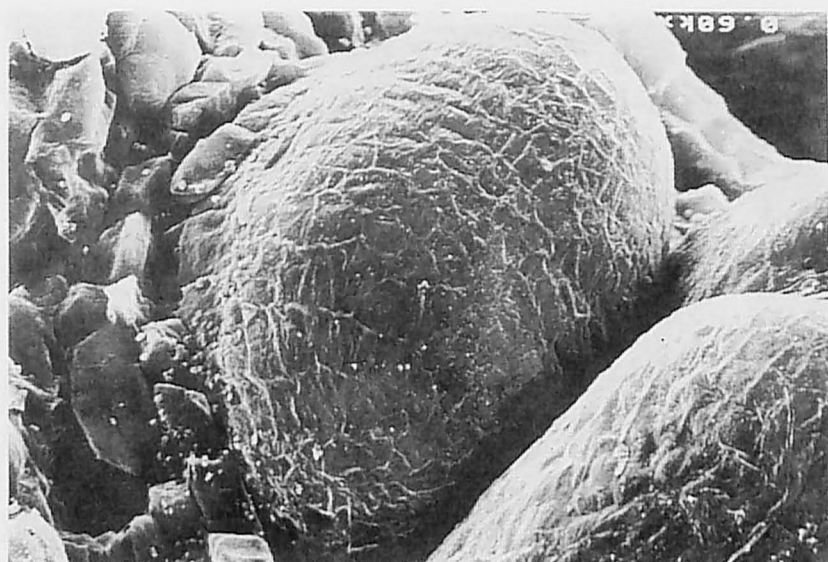
雄花: 外花被片の内側に2枚の内花被片が分化する。次の次数の小花原基はステージ2~3の段階 (第3-2図-e)。

雌花: 子房が発達する (第3-2図-f)。

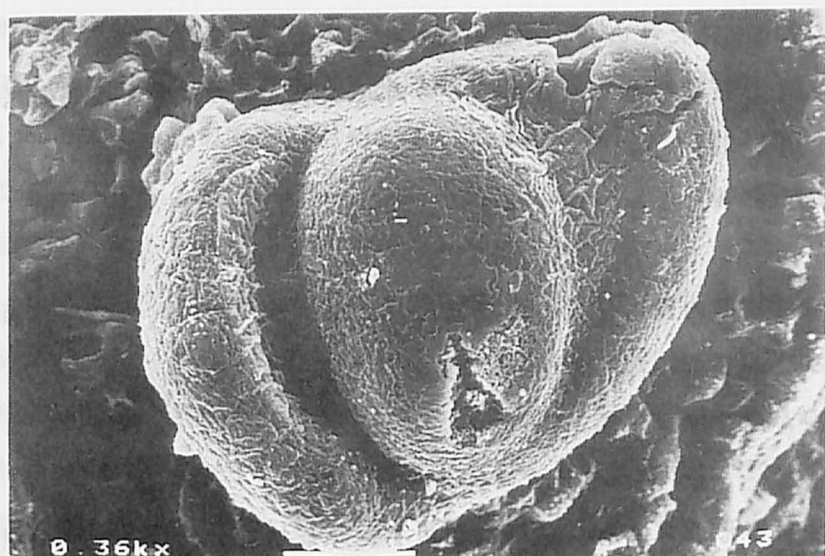
(5)ステージ 5

雄花: 雄ずいが形成される。次の次数の小花原基はステージ3~4の段階 (第3-2図-g)。

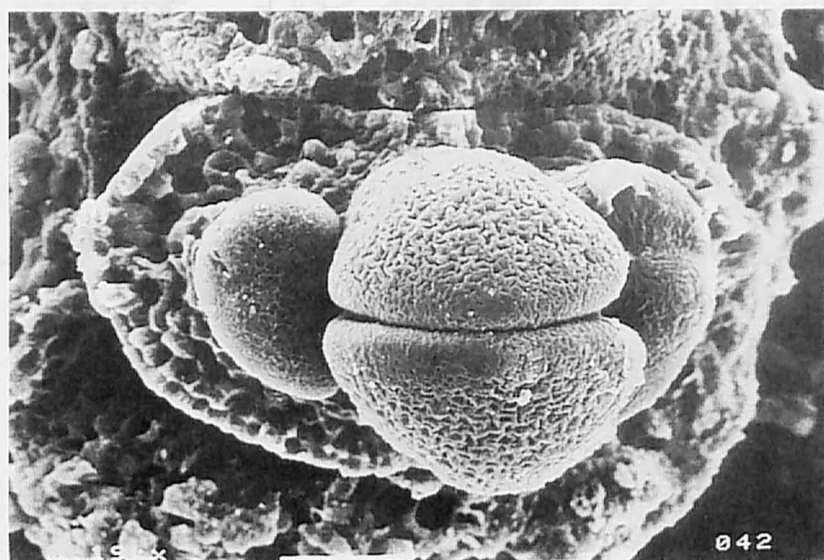
雌花: 雌ずいが形成される (第3-2図-h)。



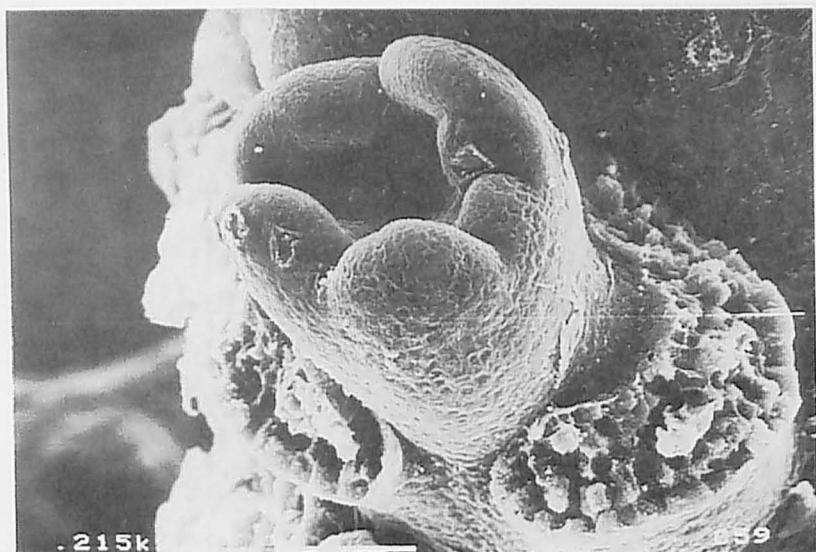
第3-2図-a. 小花の発達ステージ 1



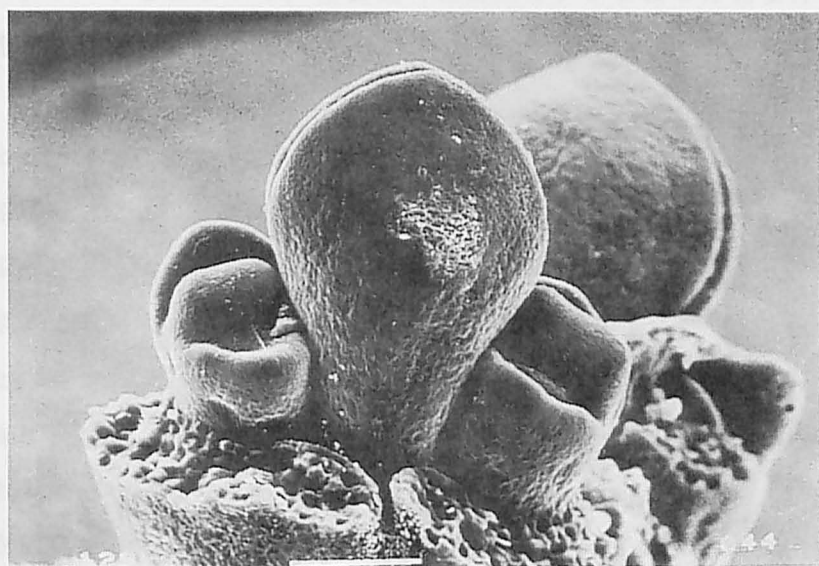
第3-2図-b. 小花の発達ステージ 2



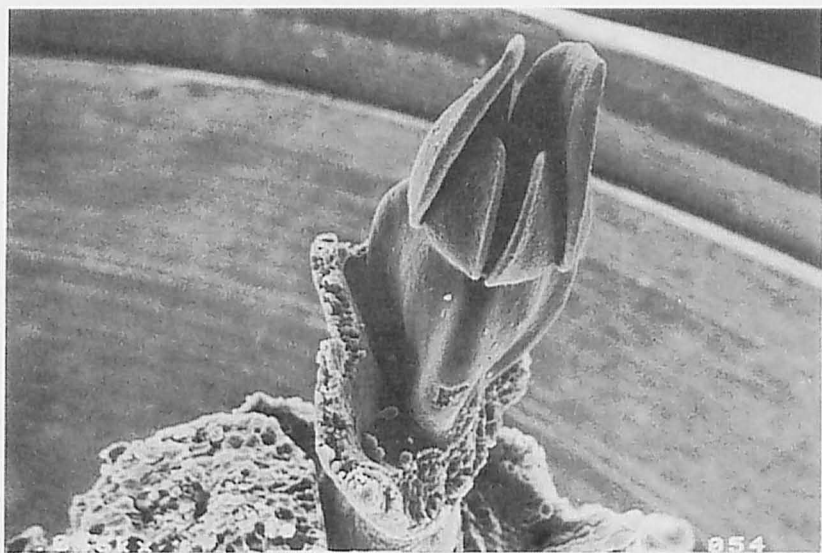
第3-2図-c. 雄花の発達ステージ 3



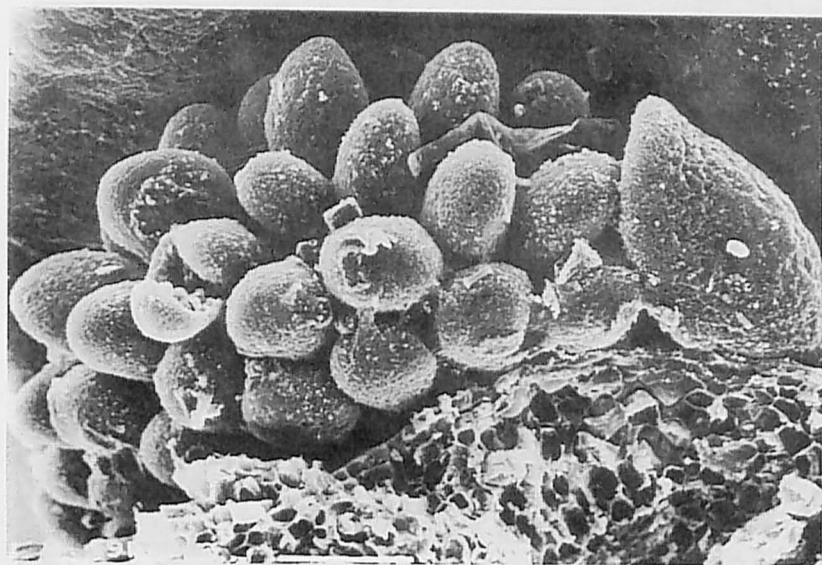
第3-2図-d. 雌花の発達ステージ3



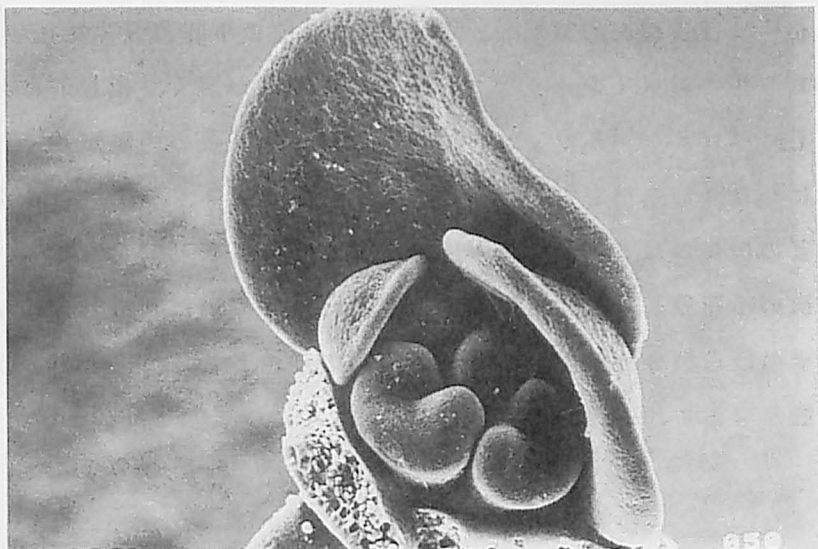
第3-2図-e. 雄花の発達ステージ4



第3-2図-f. 雌花の発達ステージ4



第3-2図-g. 雄花の発達ステージ5



第3-2図-h. 雌花の発達ステージ5

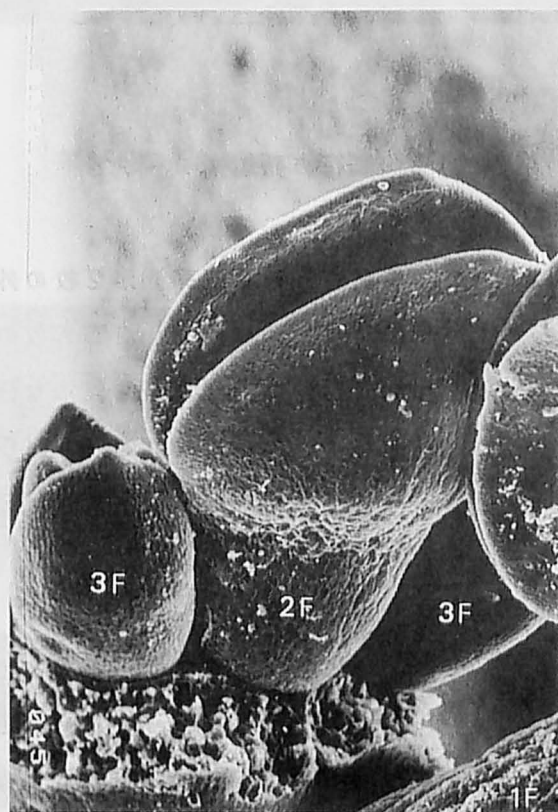
小花は、ステージ3において、生長点（苞葉腋芽）が2枚の外花被片となり次の次数の小花となる苞葉腋芽を分化すれば雄花に、生長点が5枚の花被片となれば雌花になる。このステージにおいて、生理的な攪乱により異常な分化が起こると、小花は奇形になると考えられる。前述したように雌花でありながら苞葉腋芽が分化しさらに雌花を形成する例、雄花の花被片と次の次数の苞葉腋芽をもちながら雌ずいを形成する例はかなりの頻度で観察された。

2) 小花原基の分化位置と花序の発達特性

供試した、ペゴニア・ルツェルナ以外の岐散花序は、すべて発達途中で花序軸が互散型分岐になる。これは岐散花序特有の発達パターンで、小花の分化・発達過程に原因があると考えられる。すなわち岐散花序では、岐散型分岐により非常に狭い限られた空間内で次々と小花原基（苞葉腋芽）が分化する。したがって、小花間には分化空間の競合が予想され、競合の程度が強いと弱勢な方の小花原基がアボートし、互散型分岐になると考えられる。原基間の空間反発の典型的な例として、第4章においてポインセチアの杯状花序（苞葉腋芽）の分化・発達過程を観察した（第

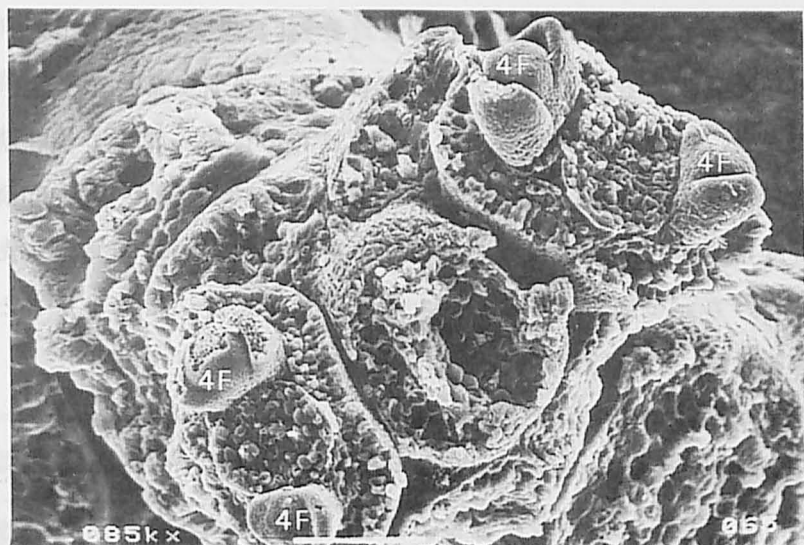
4-7図)。

本実験では岐散型分岐が安定している特異的な例として、ベゴニア・ルツェルナの小花の分化・発達過程を観察した。第3-3図に3次の小花の分化様相を示した。互散型分岐になりやすいポインセチアでは原基間の距離が短く、相対的に分化空間が狭いのに対し、ベゴニア・ルツェルナでは2次前の原基との距離が長く、小花原基の分化空間にかなりの余裕があるのが観察された。ポインセチアでは4次になると二つある原基の間かなりの発育差が認められたが(第4-7図)、ベゴニア・ルツェルナでは4次の小花原基もほぼ対等の大きさで発達していた(第3-4図)。ベゴニア・ルツェルナの岐散型分岐が安定している一つの理由として、以上のような小花原基の分化位置が考えられる。



第3-3図. 3次小花の分化・発達様相

1次の小花(1F)と2次(2F)および3次(3F)の小花の間に広い空間がある。



第3-4図. 4次小花(4F)の分化・発達様相

第2節 株の大きさと減光処理が花序発達に及ぼす影響

同じペゴニア属のセンパフローレンスでは、同化産物が不足する条件下で、雄花のアボーションが低次で起こり、かつ花序の発達次数(雌花の着生次数)が低下した。すなわち、センパフローレンスの場合、花序への同化産物が減ると花序軸の枝分かれの少ない、小花数の少ない花序となった。本節では、株の大きさや減光処理により花序への同化産物量を変えた場合、ペゴニア・ルツェルナの花序の発達と構成がどのように変化するかを調査した。

1. 材料および方法

処理区は、5号鉢無処理区、5号鉢減光区、8号鉢区の3区で、1区8個体で調査した。

1988年3月29日に挿し木し、4月30日に5号鉢に鉢上げした。株は無摘心の1本仕立てで、12℃以上に加温したハウスで栽培した。8号鉢区には、1987年に挿し木した1年生株を2本仕立てにして用いた。施肥は15N-8P₂O₅-17K₂O-2MgO-0.1MnO-0.1B₂O₃-6CaO-0.18Feを水に溶かして必要に応じて与えた。

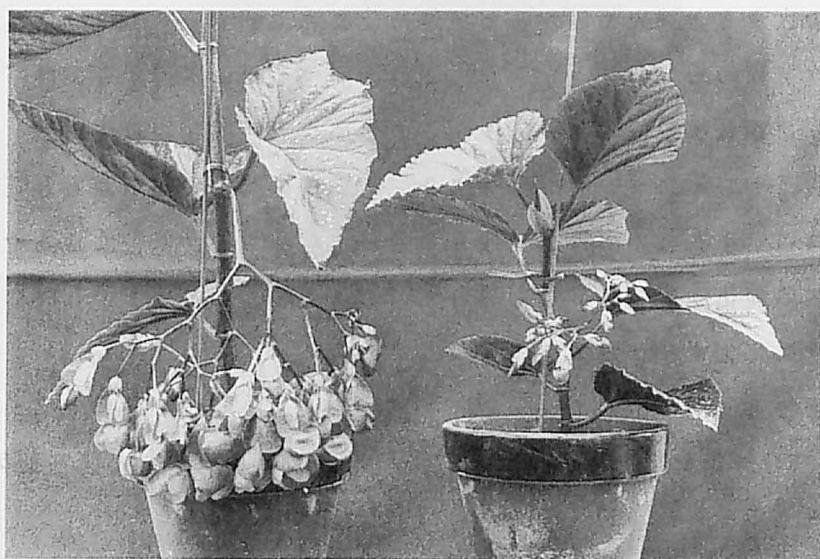
減光処理は、遮光率51%の寒冷紗を4枚重ねて、5月24日から7月12日までの50日間行った。

調査は1個体当たり1花序について行った（8号鉢は2本仕立てなので2花序）。雌花の開花盛期を目安に花序をサンプリングし、花序の着生部位の莖径、花序重、花序軸基部の長径、雌花の最高次数、雌花数、雌花の体積、雌花の小花柄の長径を調査した。なお雌花の体積は、水に界面活性剤のTween20を加えて1,000ml、1,000gに調整した溶液に、雌花を針で突き刺して沈めた時の浮力として測定した。浮力は、溶液を入れたビーカーを電子天秤に乗せ、雌花を沈めた時に増えた重さとした。

2. 結果および考察

1) 花序の発達に及ぼす株の大きさの影響

8号鉢の株は1年生の大株で5号鉢の株に比べ生育がよかった。着生した花序は非常に大きなものとなり、花序の着生部位の莖径、花序重、花序軸長径、雌花の最高次数、雌花数は有意に大きかった（第3-1表）。同じ環境条件であっても、株の大きさが花序の発達にかなり強く影響すると考えられた。



第3-5図. 減光処理が植物体の生長と花序の発達に及ぼす影響

左：5号鉢無処理区、右：5号鉢減光区。

2) 花序の発達に及ぼす減光処理の影響

50日間の減光処理により株の生育が著しく抑制された(第3-5図)。8株のうち3株は花序を形成しなかった。茎径は対照区に比べ有意に細くなり、形成された花序は相対的に小さなものとなった。減光処理により、雌花の着生次数が有意に低下し、雌花数も減少した(第3-1表)。また、データには示していないが、雌花の体積が著しく減少した(第3-5図)。しかし、岐散型分岐は雌花が着生するまできわめて安定しており、花序軸の互散型分岐は観察されなかった。

第3-1表. 減光処理が花序の発達に及ぼす影響

処理区	茎径 (mm)	花序重 (g)	花序軸長径 (mm)	雌花着生次数	雌花数
5号鉢無処理区	10.71b ^z	34.5b	3.83b	7.4a	49.7b
5号鉢 減光区	9.02c	21.1c	2.93c	6.6b	30.2b
8号鉢区	11.95a	58.4a	4.43a	8.3a	80.5a

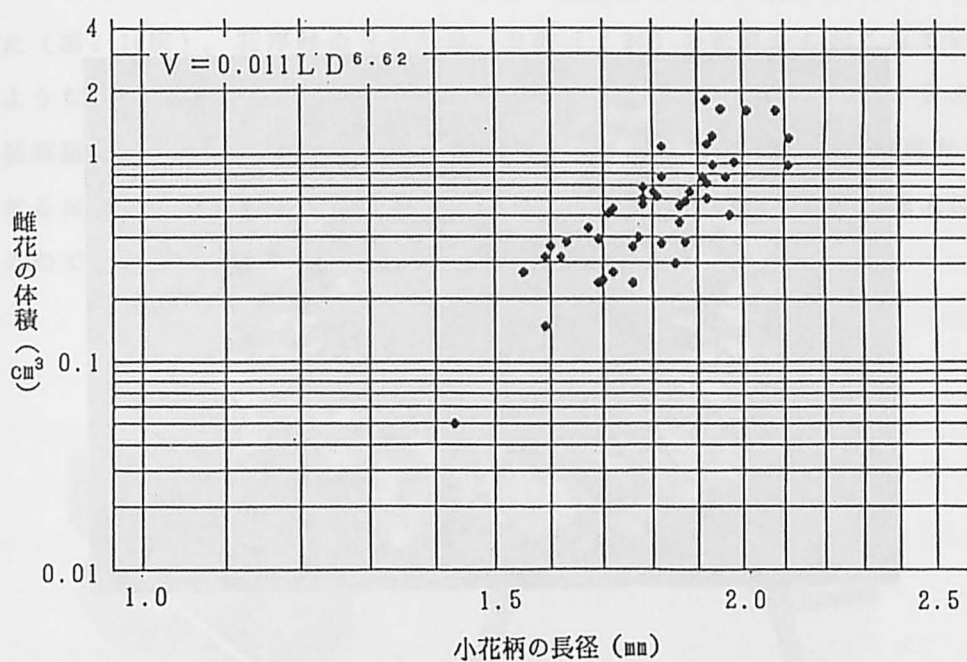
z: Duncanの多重検定により異なる文字間に5%で有意差あり

3) 雌花の体積分布

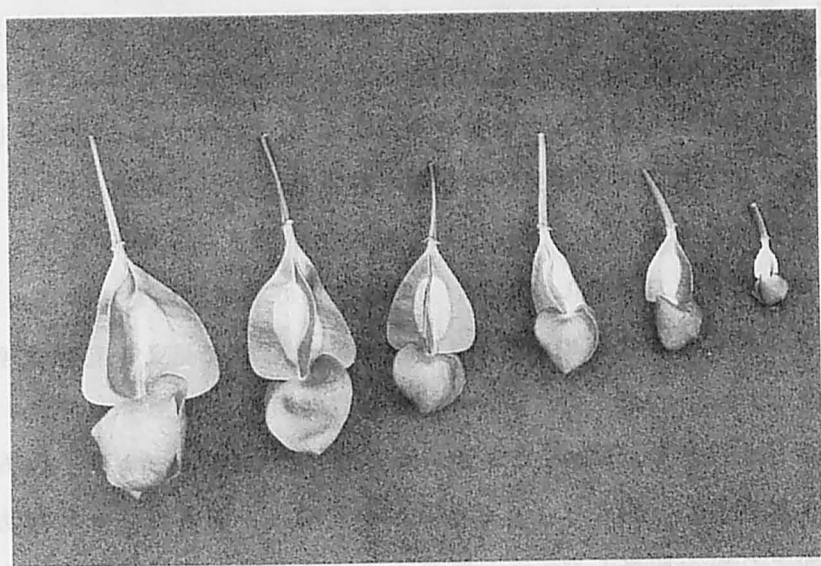
第3-6図に平均的な花序における雌花の体積分布を示した。自然な開花状態でも、雌花の大きさには非常に大きな変異が認められた。雌花は、かたちが同じで大きさが異なる相対生長(アロメトリー)をした(第3-7、3-8図)。

4) 器官の大きさの変異性からみた花序の発達特性

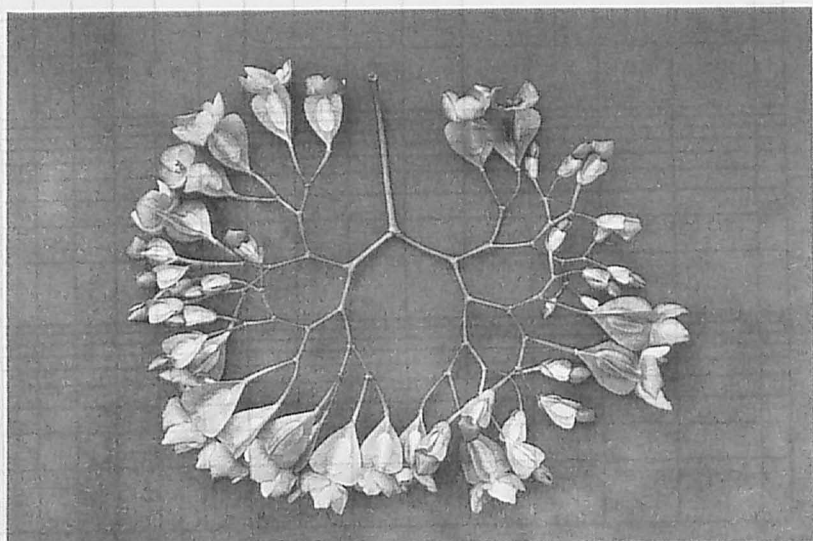
5号鉢対照区を基準に、花序への同化産物を相対的に増やす処理として8号鉢区を、減らす処理として減光区を設定した。同化産物量の多少は、花序の発達次数にも影響したが、器官、特に小花の大きさに強く影響した。ペゴニア・ルツェルナは小花の大きさの変異性が非常に大きく、同化産物が相対的に不足する状況下では、個々の小花を相対的に小さくすると考えられる。前節で述べた小花原基の分化位置とともに、小花の大きさの変異性が大きいことも、岐散型分岐が高次まで安定する原因と考えられる(第3-9図)。



第3-7図. 雌花の小花柄の長径 (LD) と体積 (V) との間の関係



第3-8図. アロメトリーとなる雌花



第3-9図. 高次まで岐散型分岐が安定しているペゴニア・ルツェルナ花序
(雌花開花時)

第3節 B A 散布処理による花序発達の制御

ペゴニア・ルツェルナでは岐散型分岐が非常に安定しており、分岐が1回増えると雌花の数は2倍となる。ペゴニア類の花序は、センパフローレンスのように雌花を分化しなければ発達し続ける可能性をもっている。本節では、鉢物としての品質向上を目的に、B A による花序発達の制御を試みた。

1. 材料および方法

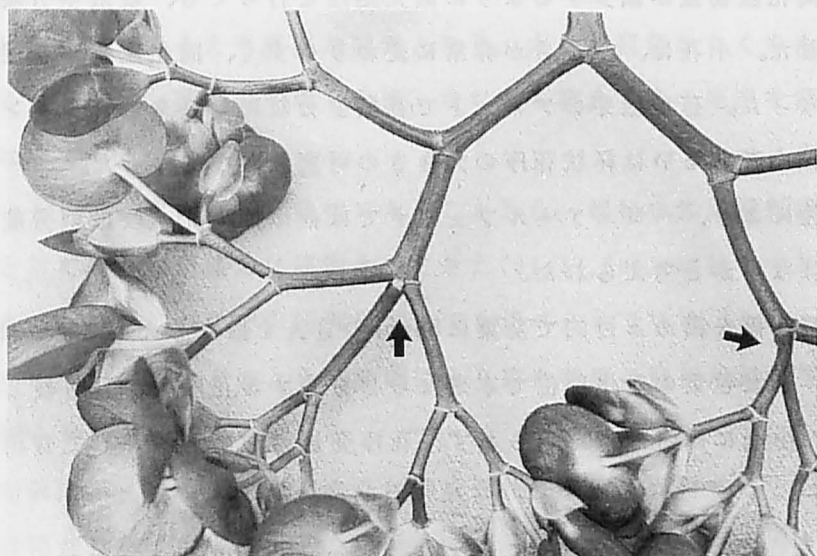
1985年8月30日に挿し木した、6号鉢植えの1年生株を実験に用いた。1986年4月29日に1本仕立てに整枝し、そのときに目に見える花序はすべて切除した。

B A は、5月1日から、50ppmの濃度（展着剤としてTween20を0.1% v/v含む）で10日おきに散布した。調査は10個体について行い、B A により花序の構成に変化が起こるかどうかを観察した。

2. 結果および考察

雌花の最高次数が、平均で、無処理の7.7に対し、B A を散布すると8.4に高まっ

た（データ省略）。また、本来なら2分岐する花序軸が、3分岐する例が多く観察された（第3-10図）。花序軸の3分岐は、2枚（1対）の苞葉から起こっていた。このような現象はシュクコンカスミソウにおいてもしばしば観察される。BAにより、苞葉腋芽の分化が促進されるのではないかと考えられる。50ppmの濃度なら奇形花になるほどの影響はまったく残らなかった。BAを花序のボリューム増大に利用できるのではないかと考えられる。



第3-10図. BA散布処理により3分岐となった花序軸

第4節 ベゴニア・ルツェルナ花序の発達特性（要約）

ベゴニア・ルツェルナの花序は岐散型分岐が安定している。供試した他の岐散花序が苞葉腋芽のアボーシヨンにより互散型分岐となりやすいことから、岐散型分岐が安定していることは種として非常に特徴的であるといえる。種により苞葉腋芽のアボーシヨンに難易が生じる原因を明らかにするため、花序の発達過程の顕微観察と減光処理を行ったところ、ベゴニア・ルツェルナについて以下の二つの発達特性が認められた。

1. 二つある苞葉腋芽が対等に発達する

片方の苞葉腋芽がアボートしやすいポインセチアやカランコエでは、二つの苞葉腋芽の間に發育差が生じやすい。これは、苞葉腋芽がポインセチアでは杯状花序に、カランコエでは小花に発達していく過程で、原基の分化空間が狭く、空間的な反発（競合）が起こるためと考えられた。一方、SEMで観察したところ、ペゴニア・ルツェルナでは二つある苞葉腋芽が対等に発達していた。ペゴニア・ルツェルナでは小花原基の分化空間が広く、原基間の反発がないように思われた。

2. 小花の大きさの可変性が大きい

花序への同化産物量が減少するように減光処理を行っても、岐散型分岐が安定して繰り返された。小花は、大きさが非常に変わりやすく、同化産物が不足する条件下で小さくなった。苞葉腋芽のアボートで互散型分岐になりやすいカランコエやポインセチアは小花あるいは杯状花序の大きさの可変性が小さかった。

以上の特性により、ペゴニア・ルツェルナでは他の種に比べ岐散型分岐が安定しているのではないかと考えられた。

また、観賞価値を高める目的で莖葉に50ppmのBAを散布したところ、雌花の次数が高くなり、また苞葉の着生部位で本来なら2分岐する花序軸が3分岐し、雌花数が増加した。小花には奇形は認められず、花序発達の制御方法として有用と思われた。

第4章 ポインセチアの複合花序の構成と発達並びにその制御

ポインセチア (*Euphorbia pulcherrima* Willd.) は、花の少ない冬季に、クリスマスの花として人気がある。最近の品種は低温に比較的強く、観賞期間も長くなったため、わが国でも鉢物としてかなりの需要がある。主な出荷期は11月中旬から12月中旬で、計画的な挿し木と日長操作によりいくつかの作型ができている(69)。

ポインセチアは、杯状花序を構成単位とする岐散花序(異型複合花序)をつけ、短日条件下で複数の杯状花序と苞葉を形成する。色鮮やかな苞葉は大きな花卉のように見え、緑葉とのコントラストが美しい(第4-3図)。したがって苞葉の枚数や大きさは品質を決めるうえで重要な要素となり、大きな苞葉をたくさんつけた良品を生産するためには、苞葉の形成・発達、すなわち複合花序の発達を制御することが必要となってくる。

ポインセチアは質的な短日植物であることから、植物の光周期反応を調べる好適な材料としてこれまで盛んに研究されてきた(31, 37, 38)。短日下で複合花序が分化、発達する様相は、これまでの研究においても述べられている。しかし研究の観点が異なるため、具体的にどのような要因により複合花序の発達が制御されているのかまでは明らかにされていない。

本章では、ポインセチアの複合花序の発達特性を明らかにするとともに、人為的な制御の可能性について検討した。

第1節 複合花序の構成と発達

実際栽培において良品を生産するためには、花序の発達を動的に調べ、どのような要因によって花序の構成が決まるか、どの程度まで人為的な制御が可能かを明らかにしておく必要がある。本節では、挿し木時期、仕立て本数、葉数(葉面積)を変えた株について経時的に花序を形態観察することにより、ポインセチア花序の構成と発達の様相を明らかにしようとした。

1. 材料および方法

実験には、主要品種の一つである矮性早生種の‘Gutbier V-10 Amy’を供試した。実験は大きく分けて2回行った。

まず前半の実験として、杯状花序ならびに複合花序の分化発達過程を明らかにす

るため、ミクロおよびマクロの形態観察を行った。1985年4月27日、鹿沼土とピートモスを4:1の割合で混合した培土に押し木し、間欠ミスト下で発根させた。5月27日に5号の素焼き鉢に鉢上げした。6月27日に完全展開葉8~10枚を残して摘心し、しばらく生育させた後3本仕立てとして12℃以上に加温したハウス内で栽培した。施肥は、N:P:K=10:5:8の液肥を250倍に希釈して7~10日ごとに与え、灌水は適宜行った。自然開花の時期より早く開花させるため、8月20日から9時間日長(8:30-17:30)の短日処理を行った。形態観察の試料として、短日開始日より10日おきに茎頂部6個ずつをサンプリングし、F A Aで固定した。サンプルは、実体顕微鏡により杯状花序の発達ステージを調査した後、エタノールで常法により脱水し、酢酸イソアミルに置換、臨界点乾燥を行った後、金バラジウムのコーティングをして走査型電子顕微鏡により検鏡した。生育が進み杯状花序が目に見える大きさになってからは、発達ステージを肉眼でも観察した。実験は11月28日に終了した。

後半の実験では、植物体のソース/シンク比を変えることにより、花序の発達がどのような影響を受けるかを調査した。短日処理開始時に株の大きさを変えるため、押し木を1985年6月1日、7月1日、8月1日と時期をずらして3回行った。発根苗は、3.5号の素焼き鉢で育苗した後、それぞれ7月13日、7月27日、8月26日に5号鉢に鉢替えした。摘心は、押し木後45日目、すなわち、7月15日、8月14日、9月14日に、完全展開葉7~9枚を残して行った。生育が揃った頃、1株3本仕立てに整枝した。なお、8月1日押し木の株の半数は摘心せず、これを無摘心区とした。生育初期は、短日に感応しないように、20Wの蛍光灯で午後10時から午前2時まで4時間電照した。10月10日に電照を打ち切り、株を自然の短日下に置いた。6月1日押し木の株の半数は、短日開始時にすべての成葉を取り去り、これを摘葉区とした。各区のソース量の指標として、短日開始40日後に、個体ごとに葉面積を測定した。葉面積は、予備実験で得た回帰式から推定した。用いた回帰式は、

$$\text{個葉の面積 (cm}^2\text{)} = 0.54 \times \text{葉身の長さ (cm)} \times \text{葉身の幅 (cm)} - 1.22$$

であり、相関係数は $r = 0.986$ であった。栽培は前半の実験と同様に行い、形態観察も同じく1区6シュートで行った。実験は1986年1月31日に終了した。

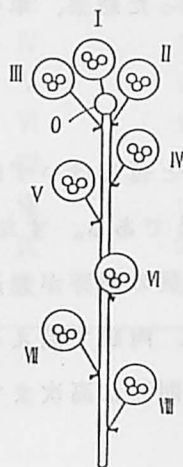
2. 結果および考察

1) 複合花序の構成

ポインセチアは質的な短日植物であり、限界日長以下の短日になると、茎頂部にまず一つの杯状花序が分化する。そして、主茎の生長が止まり、茎の上部の各腋芽が発達して、一つの腋芽からそれぞれ単位となる一つの複合花序が形成される（第4-1図）。茎頂部の杯状花序を0番とし、上から順番に複合花序に番号を付ければ第4-2図のようになる。それぞれの複合花序は、後に述べるように、軸が仮軸分枝的に1次、2次…と分岐しながらつぎつぎに杯状花序を形成する。これからも分かるように、それぞれの複合花序は発達の程度が異なるとはいえ、形態的には同等である。第2表は1月7日の時点での調査結果であるが、高次まで杯状花序を形成しているものは、強勢で複合花序の発達が進んでいることを示している。



第4-1図. 杯状花序、苞葉および花序軸を構成単位とする複合花序



第4-2図. 茎上部に形成される複合花序の模式図

茎頂部の杯状花序を0番とし、上から下へ順に番号をつけた。

典型的なポインセチアでは上位三つの複合花序が強勢に発達し、外観はあたかも茎が3分岐したように見える。そのためこれまでは、茎頂部の杯状花序と上位三つの複合花序をひとまとめにしてポインセチアの複合花序（広義の花）とみなすのが一般的であった（第4-3図）。Struckmeyer・Beck(62)、島田ら(56)は、複合花序の経時的な発達を杯状花序の形成された個数で表す場合、ここでいう0番の杯状花序を1次の杯状花序とし、2次以降の杯状花序数は3本の複合花序に形成された杯状花序の合計として表している。Struckmeyer・Beck(62)は、典型的なポインセチアの杯状花序数は1次1個、2次3個、3次6個、4次12個、5次6個としている。一方島田ら(56)は、1次より順に、1個、3個、6個、6個、6個とし、4次においてStruckmeyer・Beck(62)の個数と異なるのは品種間差であろうと考察している。これらの報告では、複合花序の構成は比較的固定したものととらえられている。しかし、4番目の複合花序（IV）が強勢に発達し、茎があたかも4分岐したようになる個体が生じることがある。また、上位三つの複合花序はまったく同等ではなく、栽培条件によりそれらの発達パターンは異なることもある（第4-1表）。ポインセチアの花序の構成は実際にはかなり変化に富むため、上位の三つをひとまとめにしてポインセチアの複合花序とする、従来のような考え方は合理的とはいえない。花序の構成を厳密に、再現性のあるように表現あるいは記述するためには、各葉腋から発達する複合花序を、ポインセチアの複合花序の単位とし、その単位を基準に花序の構成や発達を議論するのがよいと考えられる。以下用語を厳密に使うため、各葉腋から発達する複合花序を単位複合花序（ユニット）と呼び、単に複合花序といえは一般に花として観賞される上位三つの単位複合花序を指すことにする。

2) 単位複合花序の発達

二つの実験を通して経時的に形態観察を行った結果、単位複合花序の発達において以下のような特徴が認められた。

(1) 原基分化の規則性

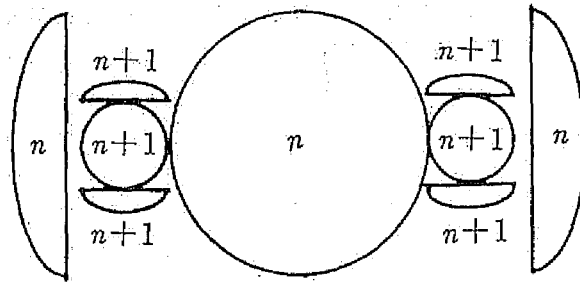
単位複合花序が発達する過程で、杯状花序と苞葉はいずれの次数においても規則的に分化した。模式図で示すと第4-4図のようである。すなわち、花序軸の頂部に n 次の杯状花序が形成されると、2枚の n 次苞葉の腋芽が発達し、二つの $n+1$ 次の杯状花序と4枚の $n+1$ 次の苞葉が分化した。肉眼で見える杯状花序を基準にすると、原基は4次先まで分化しており、この規則性は高次まで続いた。



第4-3図. ポインセチアの複合花序（広義の花）

第4-1表. 各葉腋から発達する複合花序に形成された杯状花序数

複合花序	発 達 次 数			
	1	2	3	4
O	1.0	—	—	—
I	1.0	2.0	3.0	1.3
II	1.0	2.0	2.5	1.0
III	1.0	2.0	2.2	1.3
IV	1.0	2.0		
V	1.0	2.0		
VI	1.0	2.0	0.3	
VII	1.0	2.0	0.8	
VIII	1.0	2.0	1.3	
IX	0.8	1.7	1.0	
X	0.5	1.0	1.0	



第4-4図。杯状花序と苞葉の分化パターン

(2) 杯状花序の発達とアボーション

単位複合花序は仮軸分枝型の発達をするため、杯状花序の原基が発達の途中でアボートすれば、単位複合花序の発達はその部位で停止する。つまり、 n 次の花序軸上で分化した二つの $n+1$ 次の原基が両方とも発達すれば、花序軸は2本に分岐し、片方がアボートすれば花序軸は1本のみ発達し、両方ともアボートすれば単位複合花序の発達はそこで完全に止まる。上記の規則性で分化した杯状花序の原基は、1次、2次ではそのまま発達し、3次（個体によっては4次）以上では片方が規則的にアボートした。したがって単位複合花序において、花序軸は3次までに3～4本に分岐し、その後は分岐しないのでそれぞれの花序軸は1本の棒のように発達した。原基のアボートが起こるステージは次数によって異なった。低次では肉眼で見える大きさにまで発達してからアボートしたが、高次では発達の初期段階で痕跡を残してアボートした。

(3) 苞葉の発達とアボーション

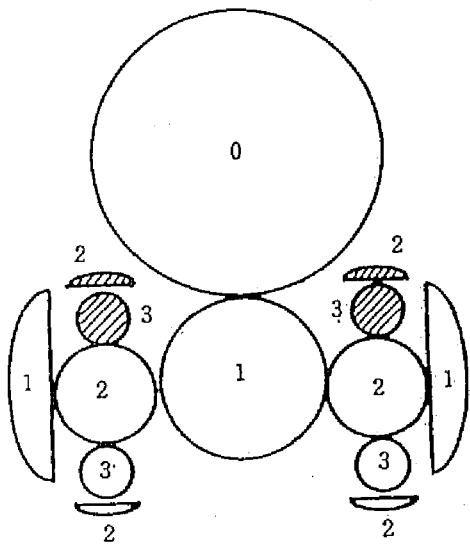
苞葉原基は、ユニットの1次においてのみ両方とも発達することがあったが、2次以上においては例外なく片方の苞葉がアボートした。そのアボーションはアボートする杯状花序と同じ側の原基で規則的に起こった。

(4) 原基の分化する位置とアボーションとの関係

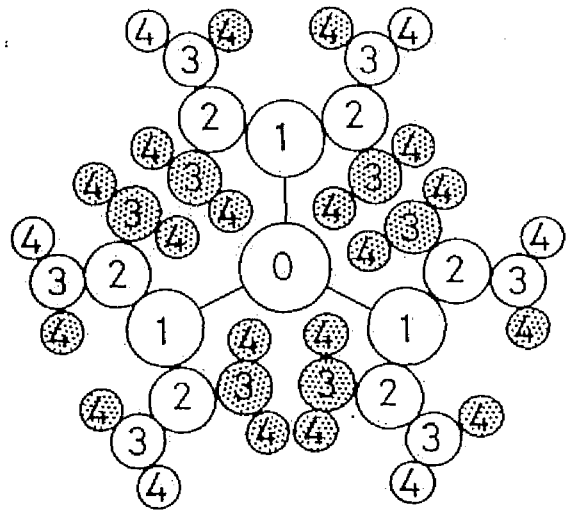
杯状花序と苞葉のアボーションは、それらの原基の分化する位置によって規則的に起こることが認められた。模式図で示すと第4-5図のようである。一つの単位複合花序についてみた場合、3次の杯状花序原基と2次の苞葉原基はそれぞれ四つずつ

分化するが、アボートしたのは常に茎頂部の0番の杯状花序と反発する側の原基であった。このような原基の分化位置の関係はその後続くため、二つ分化した原基の一方がアボートする場合、常に3次前の原基と反発する側の原基がアボートした。したがって、ポインセチアの平均的な複合花序は第4-6図のように発達した。単位複合花序において、原基の分化は岐散花序型で進むが、実際の発達には杯状花序のアボーションにより互散花序型で進むことになる。

原基の分化する位置によってアボーションに難易の差が生じることについては、二つの原基の分化時の発育差が原因ではないかと考えられた。第4-7図に1次と2次（第4-7図-a）および2次と3次（第4-7図-b）の原基の分化時の様相を示した。1次原基の横に2次の原基が分化する時には、空間的に反発する原基もなく、二つの原基はほぼ対等に発達していた（第4-7図-a）。一方、3次の原基が分化する時には、第4-5図で示した位置に0番の杯状花序が発達していた。広い空間をもつ右側の原基と反発する左側の原基では、分化時にして既にかかなりの発育差を生じていた（第4-7図-b）。このような原基の発育差は高次ほど強く現れ、このことが杯状花序及び苞葉の位置による規則的なアボーションにつながると考えられた。



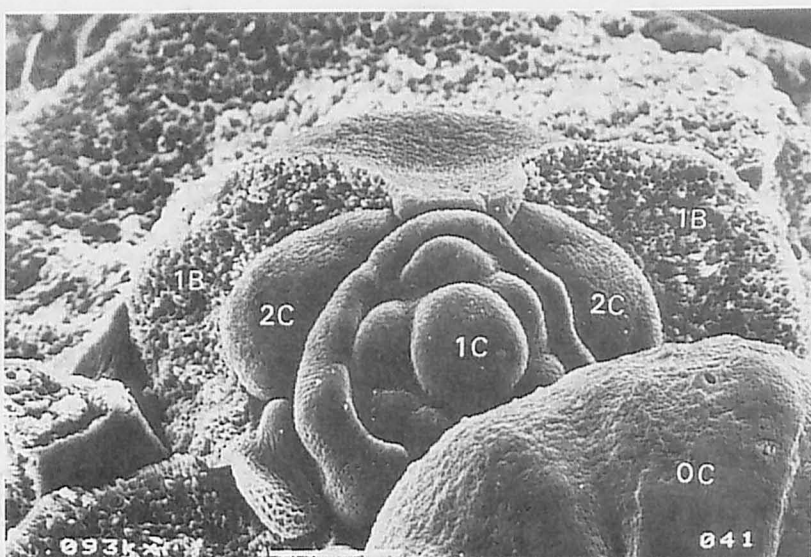
斜線がアボートする原基



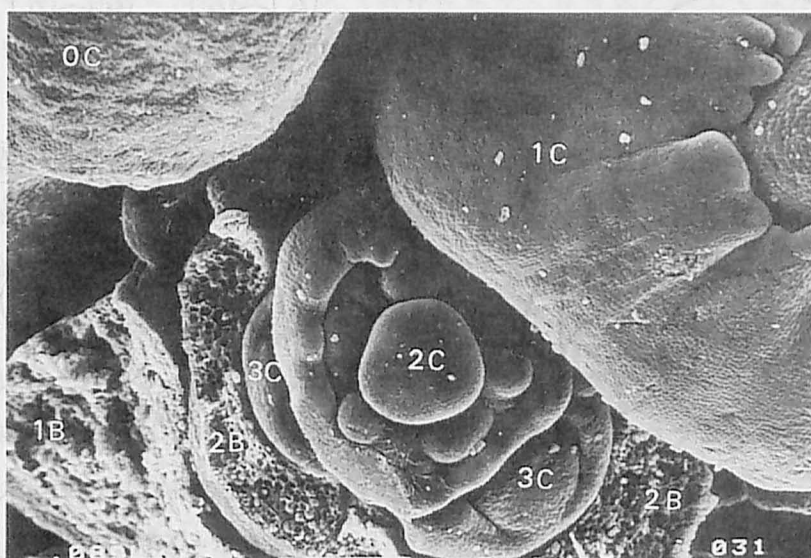
● アボートした杯状花序

第4-5図. 原基の分化する位置とアボーションとの関係

第4-6図. 平均的な複合花序の発達パターン



第4-7図-a. 1 次の杯状花序 (1C) と苞葉 (1B) および 2 次の杯状花序 (2C) の分化・発達様相 (0Cは茎頂部の杯状花序)



第4-7図-b. 2 次の杯状花序と苞葉 (2B) および 3 次の杯状花序 (3C) の分化・発達様相

3) 複合花序の発達と同化産物量との関係

杯状花序は、1本の雌ずいからなる雌花一つと1本の雄ずいからなる雄花が多数集まって構成されている(68)。顕微鏡観察の結果、杯状花序の分化・発達ステージを以下のように7段階に設定し、後半の実験における各処理区の複合花序の構成と発達の様相を表した。

ステージ0：栄養生長（生長点は平坦）

ステージ1：生殖生長に移り、生長点が肥大

ステージ2：2枚の苞葉原基が分化

ステージ3：総苞原基と三つの雄花原基が分化（雄花形成前期）

ステージ4：総苞が完成し、さらに雄花原基が分化（雄花形成後期）

ステージ5：雌花原基が分化

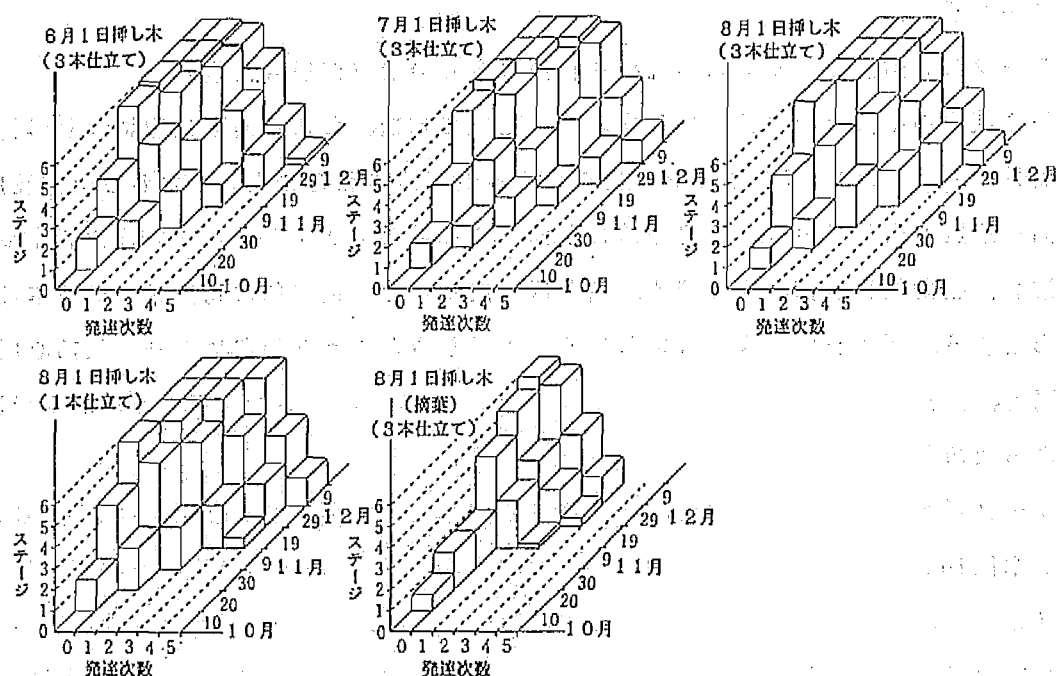
ステージ6：蜜腺原基が分化し、杯状花序の全ての器官が揃った段階

複合花序の構成と発達は、挿し木時期、仕立て本数、および摘葉処理により影響を受けた。第4-8図はサンプリング日ごとの複合花序の発達程度、すなわち複合花序の発達速度を表している。短日開始日が同じであったにもかかわらず、複合花序の発達は、相対的に無摘心区で速く、摘葉区で遅かった。最終的な花序軸の分岐本数に影響する、杯状花序の各次数における着生率も似たような傾向にあり、無摘心区で高く、摘葉区で低かった（第4-2表）。ただし、4次については複合花序が未発達であるため値が低いと思われる。

ソース量の指標としての葉面積は、短日開始40日後で、無摘心区 1943cm^2 、6月挿し木区 1025cm^2 、7月挿し木区 826cm^2 、8月挿し木区 527cm^2 、摘葉区 393cm^2 であった（第4-2表）。シンクである複合花序の数は、無摘心区が一つである以外はすべて三つずつである。したがって、株のソース/シンク比はこの順で小さくなるといえる。そして複合花序が発達するにつれシンクが大きくなるため、ソース/シンク比は経時的に小さくなっていく。複合花序の発達速度と杯状花序の着生率（花序軸の分岐本数）は、このソース/シンク比をよく反映した結果となった。このことから、複合花序の発達を制御する要因の一つとして同化産物量が考えられる。単位複合花序の発達過程において、低次では岐散型分岐となり、高次では二つずつ原基が分化しているにもかかわらず一つがアボートして互散型分岐となるのは、単位複合花序内における同化産物の競合が原因であると思われる。同化産物が多く分配される状

況下で、単位複合花序は発達が速く、分岐本数が多くなるものと推察される。

なお、株は挿し木時期が早いものほどよく生育していたが、複合花序の発達は8月挿し木区で最も進んでいた（第4-8図）。これは、本実験で用いた5号鉢が、6月挿しや7月挿しの株にとっては小さ過ぎたためではないかと考えられる。実験の後期には根づまりとなり、地下部の環境がかなり悪化していた。実際栽培においても、地上部と地下部の比率を適当に保つことは、観賞価値の高い花を生産する上で重要であると思われた。



第4-8図、挿し木時期、仕立て本数および摘葉処理が複合花序の発達に及ぼす影響

第4-2表. 挿し木時期、仕立て本数および葉面積が杯状花序の着生率に及ぼす影響

挿し木日	仕立て本数	葉面積(cm ²) (短日40日後)	発 達 次 数			
			1	2	3	4
6月1日	3	1025	100	100	70	25
7月1日	3	826	100	100	63	21
8月1日	3	527	100	100	82	24
8月1日	1 (無摘心)	1943	100	100	97	43
6月1日	3	393 (摘葉)	100	87	10	nv ^z

z:未発達.

第2節 減光処理が複合花序の発達に及ぼす影響

C/N率を変えて行った前節の実験結果から、ポインセチアの複合花序の発達に同化産物量が関与していることが示唆された。本節では、同化産物量に応じて複合花序の発達がどのように変化するかを明らかにするため、減光処理を行った。

1. 材料および方法

‘Gutbier V-10 Amy’を1988年6月10日に挿し木し、6月28日に3.5号鉢に鉢上げした。7月23日に5号鉢に鉢替えし、そのまま無摘心の1本仕立てで実験に供試した。施肥は、15N-8P₂O₅-17K₂O-2MgO-0.1MnO-0.1B₂O₃-6CaO-0.18Feの肥料を水に溶かし、Nが300ppmの濃度で毎週与えた。開花促進のため、8月2日から9月23日まで9時間日長(8:30~17:30)の短日処理を行った。

減光処理は、遮光率51%の黒色寒冷紗を用いて、短日処理を終了した9月23日から11月11日まで50日間行った。処理区は、無処理区、寒冷紗2枚区、寒冷紗4枚区で、1区10個体とした。

調査は、花序軸の分岐した本数と最後まで発達した本数、発達した杯状花序の最高次数、花序軸の直径、苞葉の枚数、苞葉の面積、および杯状花序の体積について行った。調査日は、減光処理開始50日後(減光処理終了時)および65日後とした。

2. 結果および考察

1) 複合花序の発達に及ぼす減光処理の影響

黒色寒冷紗による減光率の実測値は、2枚区が73.4%、4枚区が91.2%であった。複合花序の発達は減光処理により有意な影響を受けた(第4-3表)。花序軸の分岐本数は、減光の程度が強くなるにつれ少なくなった。減光処理開始50日後(短日開

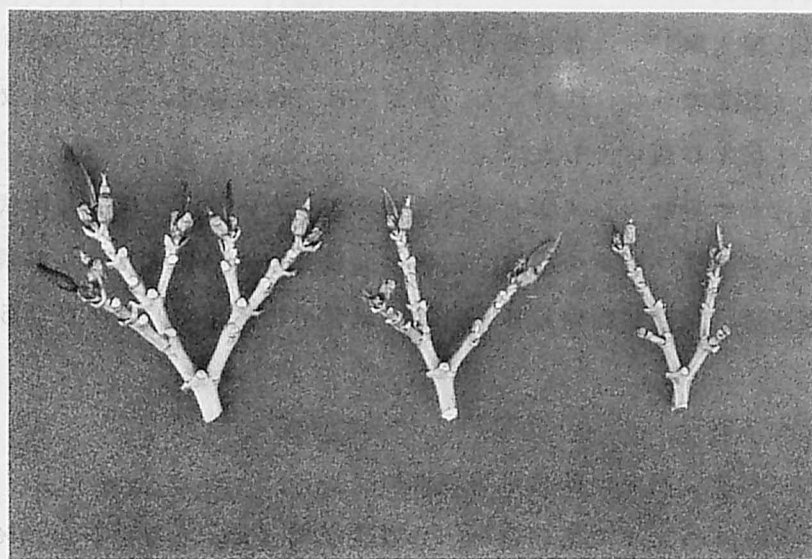
始102日後)では単位複合花序はすでに互散型分岐となっており、65日後においても花序軸の分岐本数に変化はなかった。第1節で述べたように、二つある苞葉腋芽の両方がアボートすると、その部位で複合花序の発達 は停止する。強く減光した4枚区ではこのような現象が多くの個体で観察された(第4-9図)。

第4-3表. 減光処理が花序の発達に及ぼす影響

処理区	複合花序の分岐本数		発達分岐本数 65日後	最高次数	
	50日後	65日後		50日後	65日後
無処理区	9.5a ^z	9.5a	9.5a	7.8a	8.7a
2枚区	8.2a	8.2a	8.1b	7.3b	8.2b
4枚区	7.1b	7.1b	6.6c	6.6c	7.7c

处理区	花序軸直径 (mm)				苞葉枚数 65日後	苞葉面積 (cm ²) 65日後
	1次		2次			
	50日後	65日後	50日後	65日後		
無处理区	5.51a	5.53a	4.01a	4.36a	50.0a	993.5a
2枚区	4.69b	4.88b	3.60b	3.87b	46.1a	912.7a
4枚区	4.15c	4.30c	3.16c	3.30c	37.0b	661.2b

z: Duncanの多重検定により異なる文字間で5%で有意差あり



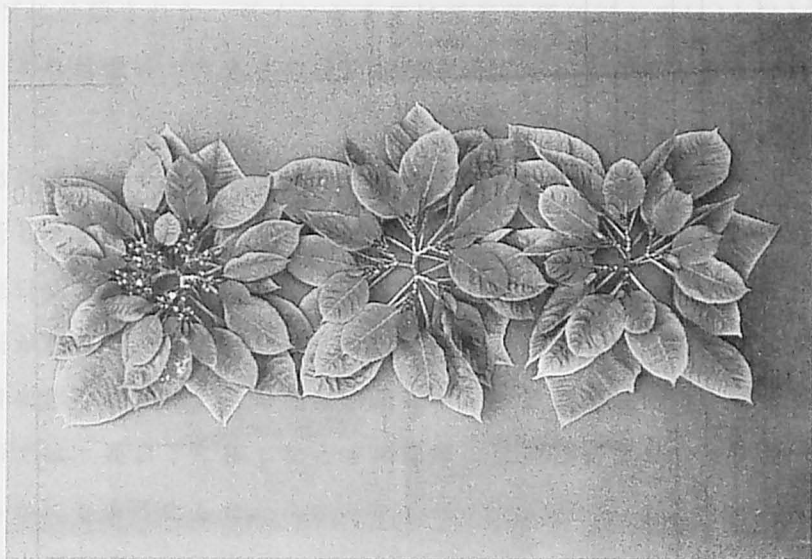
第4-9図. 減光処理が花序軸の分岐本数に及ぼす影響
左から無処理区、寒冷紗2枚区、4枚区。

により有意に低下した。減光処理による同化産物の減少は、杯状花序のアボーションを引き起こすだけでなく、単位複合花序の発達そのものを遅らせる、と考えられる。

花序軸の直径もまた減光の影響を強く受け、寒冷紗の枚数に応じて、1次分岐、2次分岐とも有意に細くなった。

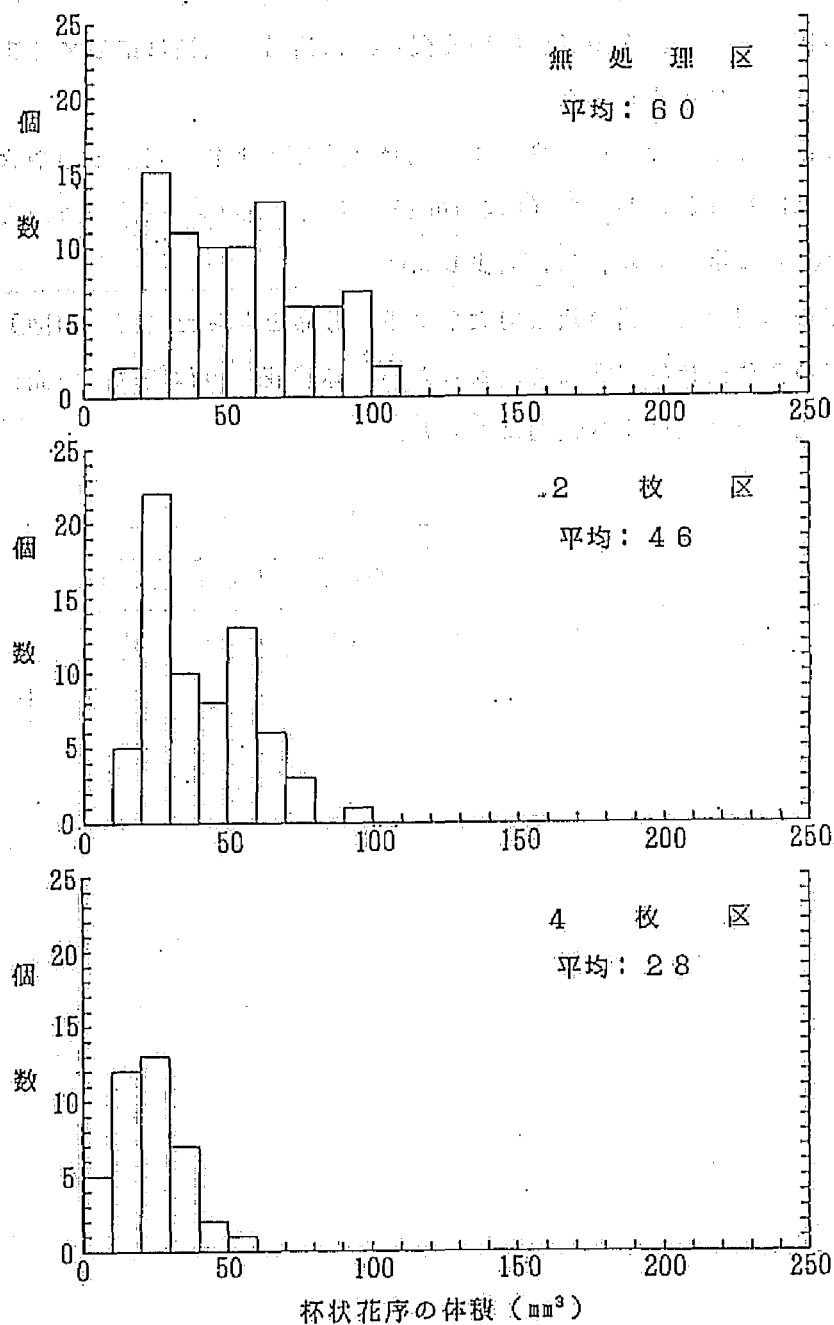
苞葉の枚数は4枚区で有意に少なくなった。減光により、苞葉の色や大きさには顕著な変化は認められなかった(第4-10図)。苞葉面積は、苞葉の枚数を反映した結果となり、4枚区でのみ有意に減少した。

杯状花序の体積は変異幅の比較的大きい正規分布となった(第4-11図)。着生した杯状花序の個体数は処理区間で異なったが、杯状花序の体積は、減光処理が強くなるにつれ相対的に減少する傾向にあった。



第4-10図. 減光処理が苞葉の枚数と大きさに及ぼす影響

左から無処理区、寒冷紗2枚区、4枚区。



第4-11図. 減光処理が杯状花序の体積の分布に及ぼす影響

2) 器官の大きさの可変性からみた複合花序の発達特性

ポインセチアにおいて同化産物が不足する状況は、複合花序の発達がすすんだ高次において、あるいは観賞のため室内に搬入された後に起こる。本実験の結果では、減光処理により同化産物が不足すると、ポインセチアは花序軸を細く、杯状花序を矮小化させた。また同時に、分化した杯状花序をいくらかアボートさせ、分岐した花序軸も部分的に発達を停止させた。

限られた同化産物を栄養生長と生殖生長とにどのような割合で分配するか、さらに生殖生長に分配された同化産物を生殖器官の構築にどのように分配、利用するかは、種保存上の適応戦略であり、種によりさまざまであると考えられる。同化産物の不足に対する植物の反応は、(a)器官を矮小化させる、(b)器官の数を減らす、の大きく二つに分けられる。(a)、(b)の対応にはいずれもその種のもつ器官の大きさの可変性が関与しており、その可変性が大きい種は(a)器官を矮小化させ、可変性が小さい種は(b)器官の数を減らすのではないかと考えられる。本研究で供試した種では、ペゴニア・ルツェルナが可変性の大きい(a)タイプ、カランゴエが可変性の小さい(b)タイプに分類された。ポインセチアは減光処理に対して(a)と(b)の両方の反応をしたが、これは器官の大きさの可変性が中程度であるためと考えられる。

第3節 出荷適期について

人が生活し、ポインセチアを観賞する室内は、ポインセチアにとっては長日条件である。短日条件で苞葉が着色したポインセチアを早期に出荷すると、観賞中に生育相の逆転が起こり、ひどいときには苞葉が緑色になって、観賞価値が著しく低下する。長日に移しても生育相の逆転が起こらない短日期間については報告がみられない。本節では、長日下に移したときの花序の発達様相から、ポインセチアの出荷適期を明らかにしようとした。

1. 材料および方法

矮性早生種の‘Gutbier V-10 Amy’を供試した。1987年6月1日に挿し木し、6月30日に5号鉢に鉢上げした。7月15日に摘心し、生育をそろえた後、8月6日に1本仕立てとした。

実験では、異なる期間の短日を与えた後、長日に戻すことにより、ポインセチアの複合花序がどのような影響を受けるかを調査した。処理区は、短日40日区、5

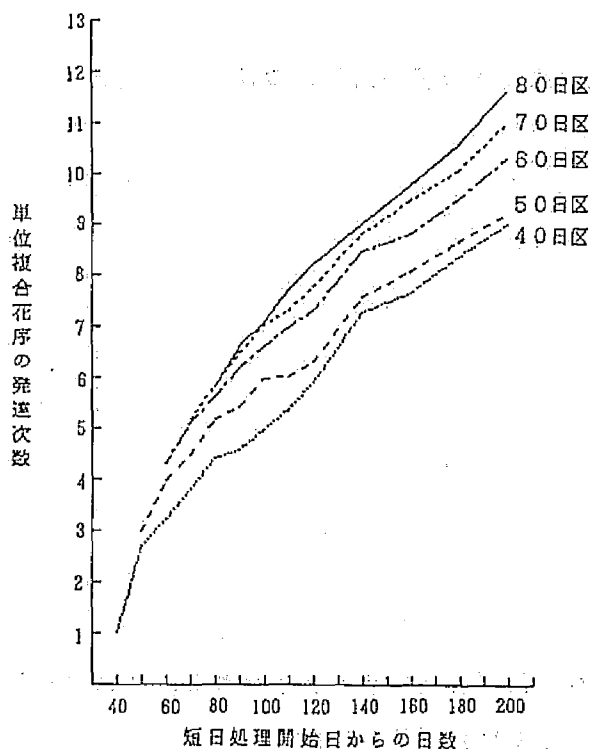
0日区、60日区、70日区、80日区で、1区10鉢とした。短日処理は、8月24日から、無加温のビニルハウス内で、17:30から8:30までの間、銀色の塩化ビニールフィルムで覆うことにより行った。長日処理は、12℃以上に加温した温室内で、22:00から2:00まで4時間の暗期中断をすることにより行った。調査は、10日おきに、単位複合花序の発達次数を肉眼レベルで調べるとともに、複合花序全体の形態変化、特に苞葉の色を観察した。

2. 結果および考察

長日処理の複合花序への影響を評価する指標として、単位複合花序の発達次数を取り上げた。杯状花序の分化・発達は長日条件下では著しく抑制された。これは、短日下で行われていた生殖器官を構築するための物質生産が、長日の刺激により、栄養器官を構築するための物質生産に切り替わるためと考えられる。したがって、複合花序において杯状花序が形成される速度は、長日処理のあと短期間であれば、植物体内の生理状態を推察する指標になりうると考えられる。

長日処理による単位複合花序の発達次数の変化を第4-12図に示した。長日の影響は、処理直後から先の短日期間が短い区ほど強く現れた。短日期間の短い40日区、50日区では、長日処理開始10日後から杯状花序の形成される速度が遅くなり、グラフの傾きが大きく変化した。短日期間が60日以上区でも花序発達に長日の影響は認められたが、その変化は非常に緩やかであった。また、観賞の対象となる苞葉の緑色化や花序軸の伸長など、長日による形態変化も短日期間の短い区ほど早く起った。本実験の長日処理は、12℃以上に加温した温室内で行ったため、季節の進行で、短日期間の長い区ほど相対的に低温期に長日処理されたことになる。したがって厳密な考察は行えないが、短日期間の短い区ほど長日処理により栄養生長へ転換しやすいものと推察される。

ポインセチアの観賞期間を50日くらいとするなら、本実験の結果から、最低短日日数は60日、出荷適期は短日開始後70日程度と考えられる。単位複合花序の発達次数でいえば、5次程度である。短日日数が短ければ、出荷後長日の室内で生長相が逆転する可能性があり、長すぎれば形の整った美しい花序を観賞できる期間が短くなる。出荷にあたっては、品種に合った短日期間をよく検討する必要がある。



第4-12図. 短日後の長日処理が単位複合花序の発達に及ぼす影響

第4節 開花株の栄養生長への転換過程の観察

冬季に開花したポインセチアは、初夏の高温長日で再び栄養生長に転換する。質的な短日植物としてポインセチアの日長反応に関する研究は多いが、いずれも花成誘導（催花）に関するものである(31,37,38)。本節では生殖生長から栄養生長へ転換する過程に着目した。長日・高温処理により、複合花序がどのような形態的变化を経て栄養生長へ転換するのかを観察した。

1. 材料および方法

前節と同様に育苗し、80日間の短日を与えた、花序次数約6の 'Gutbier V-10 Amy' を用いた。生育相の逆転に及ぼす日長と温度の影響を考察するため、日長2区、温度2区の組合せ実験とした。1区は10鉢とした。長日区は蛍光灯により22:00から2:00まで4時間の暗期中断を行い、短日区は11月12日からの自然日長とした。高温区は20℃以上に維持し、25℃で換気した。低温区は12℃以上に維持した。調査は前報と同様に行った。

2. 結果および考察

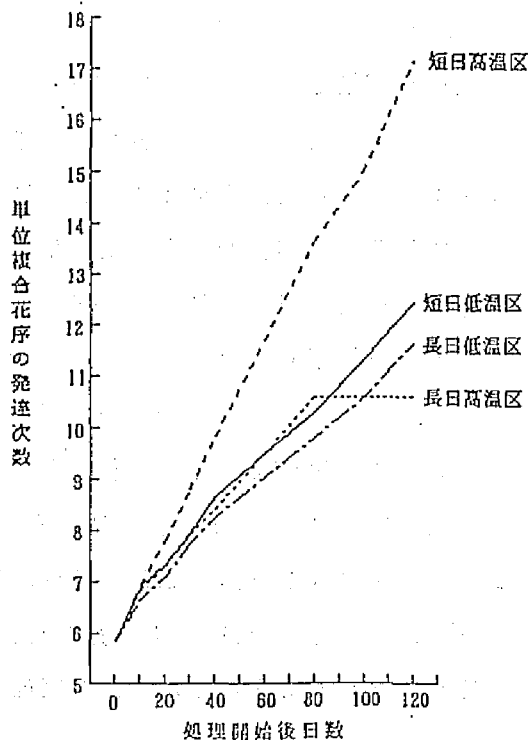
1) 生殖生長から栄養生長への転換過程における形態変化

長日高温区は80日間の処理により完全に栄養生長に戻った(第4-13図)。長日高温により、生育相が転換する過程で観察された形態的变化を前節の結果も含めて述べると次のようであった。

長日下では、まず花序軸が著しく伸長した。生殖状態では卵形ないしは楕円形であった苞葉は、細長く矮小化し、葉の周縁部から緑色化した。長日下で新たに形成される苞葉は緑色で、形は普通葉に近いものになっていった(第4-14図)。

杯状花序もまた矮小化しながら、蜜腺を欠くなど不完全なものになっていった。雄花、雌花も奇形となって完全に形成されないため、杯状花序は早期に離脱した(第4-15図)。短日開始後80日経った株では、二つある杯状花序の一方がアボートし、花序軸はすでに互散型分岐をしていた(第1節)。長日高温下では、このような花序軸の先端が再び岐散型分岐をするようになり、この時点で、花序軸の先端では普通葉が形成され始めていた(第4-16図)。

さらに栄養生長状態に近づくと、花序軸の互散型分岐をした節から、栄養生長状態のシュートが発生した(第4-17図)。



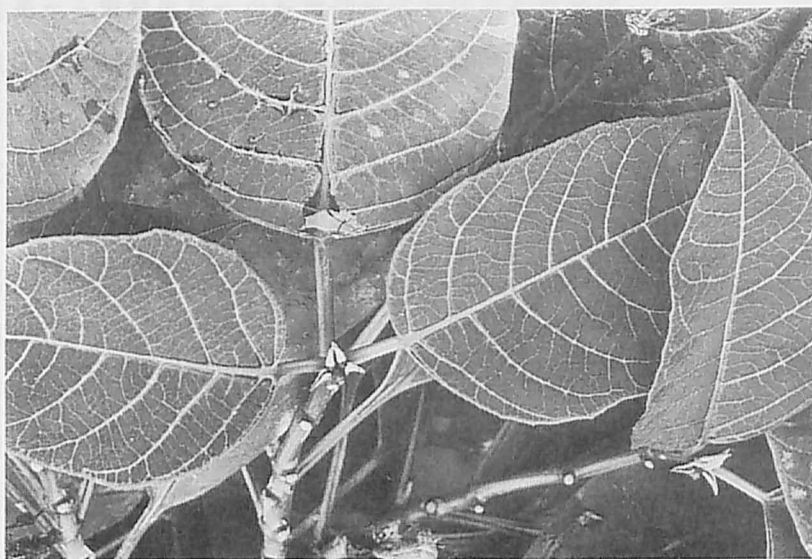
第4-13図. 日長・温度処理が単位複合花序の発達に及ぼす影響



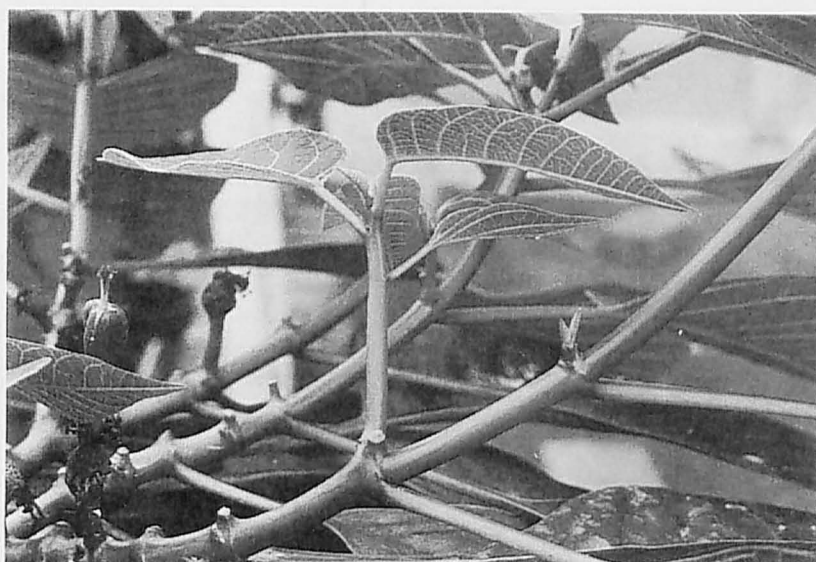
第4-14図. 長日処理により生殖生長から栄養生長へ転換し始めた株の複合花序の様相



第4-15図. 長日処理により矮小化した杯状花序



第4-16図. 栄養生長への転換が進み、花序軸の先端で普通葉が形成され始めた株
 (短日80日後、長日高温処理を70日間行った株)

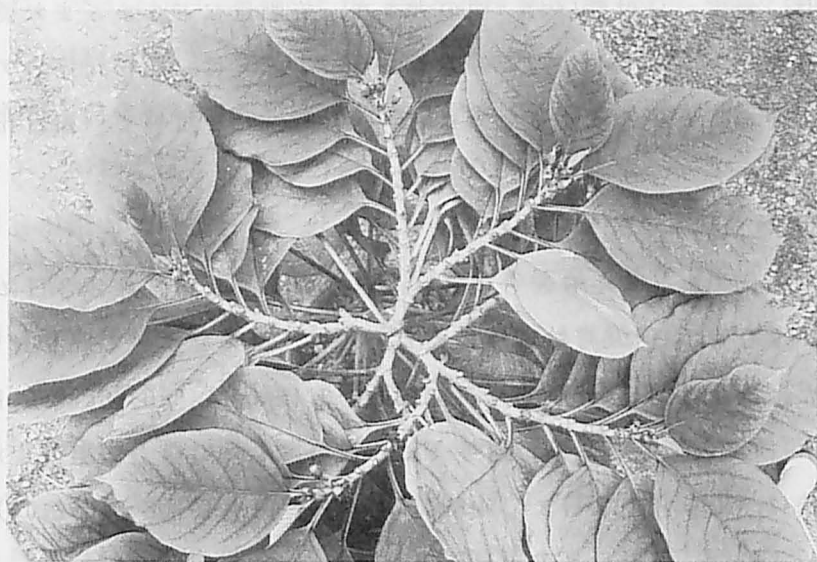


第4-17図. 長日高温処理により栄養生長に完全に転換した株
 (短日80日後、長日高温処理を80日間行った株)

ポインセチアの複合花序は、以上のように、生殖生長と栄養生長が奇形的に混在した過渡的な過程を経て、完全な栄養生長に転換する。島田・宮崎(57)は、7月中旬から9月中旬に、10日～14日の短日を与えたのち長日処理した株は、ここでいう0次の杯状花序がアボートして、ただちに栄養生長に転換したと報告している。島田・宮崎の結果は本実験の結果と異なるが、これは島田・宮崎の実験が高温期に行われたこと、および短日期間が短く、株の生殖生長の程度が浅かったためと思われる。本実験のように完全に生殖生長に転換した株では、過渡的に奇形器官を形成しながら、栄養生長へ転換すると考えられる。

2) 生殖生長から栄養生長への転換過程における日長と温度の作用

短日区の株は、高温区も低温区もほぼ一定の速度で複合花序が発達した(第4-13図)。ポインセチアの複合花序は仮軸分枝型の発達をするため、形態上は有限花序に分類される。しかし花序の発達様相からみると、短日下では花序は無限に発達する可能性をもっていると思われる。高次では、1枚の苞葉と一つの杯状花序が互散型分岐により非常に規則的に形成された(第4-18図)。



第4-18図. 短日高温条件下で規則的に発達し続ける複合花序
(短日80日後、短日高温処理を120日間行った株)

長日低温区の花序は、外觀上は短日低温区の花序と変わらない発達をした。しかし、長日低温区の花序の発達速度は短日低温区のものに比べ徐々に遅くなった（第4-13図）。

長日高温区の株は、前項にまとめた様相で生育相が転換した。処理開始時の複合花序の発達次数は約6次で、栄養生長へ転換した時の次数は約11次であった。ポインセチアは、普通肉眼で見える杯状花序よりさらに4次先まで原基を分化している。このことから、長日高温下では、新たに原基を1次分化しただけで、栄養生長に転換したと考えられる。同じ長日区でも、低温下では処理後120日経っても複合花序は発達し続けた（第4-13図）。ポインセチアにおいては、生殖生長と栄養生長の切り替えは日長によってなされるが、その転換過程の生理代謝、すなわち生殖生長あるいは栄養生長に必要な物質の生産は、温度によって強く制御されていると推察される。

第5節 サイトカイニン散布処理による複合花序の発達制御

岐散型分岐が繰り返され、杯状花序がアボートしなければ、ポインセチアの複合花序は花序軸の分岐本数が多く、包葉の枚数が多い、高品質のものとなる。しかし、実際栽培では、温度、日射量(44)、株の大きさ、施肥量などさまざまな要因により、低次から杯状花序のアボートが起こってしまう。本節では、花や花序のアボーション抑制に効果があるとされるサイトカイニン(13,33,67)を用いて、複合花序の発達制御を試みた。

1. 材料および方法

‘Gutbier V-10 Amy’を1986年8月1日に挿し木し、8月23日に3.5号鉢に鉢上げした。10月1日に5号鉢に鉢替えし、その後側芽をすべて取り去り1本仕立てで栽培した。施肥は、 $15\text{N}-8\text{P}_2\text{O}_5-17\text{K}_2\text{O}-2\text{MgO}-0.1\text{MnO}-0.1\text{B}_2\text{O}_3-6\text{CaO}-0.18\text{Fe}$ の肥料をNが150ppmの濃度の液肥として毎週与えた。栽培は12℃以上に加温したハウス内で行った。株は、10月12日まで4時間の光中断（PM 10:00～AM 2:00）により栄養生長させ、その後、自然日長の短日下で栽培した。

サイトカイニンとしては、カイネチンとベンジルアデニン（BA）を用いた。予備実験により、カイネチンは50ppm以下では効果が小さいこと、逆にBAは50ppm以上では奇形になることが分かった。またサイトカイニンの散布は短日開始後でない

と効果がないことも分かった。そこで処理区はカイネチンが100ppm、BAが10ppmと25ppmとした。散布開始日はそれぞれ、短日開始10日後、20日後、30日後とし、いずれも12月21日まで10日ごとに連続散布した。各処理は1区10個体とした。

カイネチンとBAは、少量のNaOH(1N)で溶解し、HCl(1N)でpHを6.5~7.5に調整した後、所定の濃度となるように定容した。なお、溶液には展着剤としてTween 20を0.1%(v/v)加えた。散布は薬液が葉から滴り落ちる程度を目安に行った。

実験は1987年2月11日に終了し、単位複合花序の各次数に形成された杯状花序の数と複合花序の直下の茎径を測定した。

2. 結果および考察

1) サイトカイニンが複合花序の発達に及ぼす影響

無処理区の平均的な株は単位複合花序の3次目から片方の杯状花序がアボートし、互散型分岐となる。カイネチンおよびBAは杯状花序と苞葉のアボートを抑制し、それらの着生率を高めた(第4-4表)。BAは生理活性が非常に強く、一つの分岐に杯状花序を三つあるいは四つ形成することがあった。そのため、短日開始10日後から25ppmのBAを散布した区では、2次および3次分岐において杯状花序の着生数が2を超えた。サイトカイニンにより、茎と花序軸は太くなり、個々の杯状花序が大きくなった(第4-19図)。サイトカイニンはブーゲンビレアでも報告されている(13,67)ように、同化産物の花序への転流を促進すると考えられる。さらに、BAは杯状花序を不定的に形成させる能力があると考えられる。

個々の器官が肥大するためか、サイトカイニンを散布すると、単位複合花序の発達が遅れた。第4-4表において、4次目、5次目の値が無処理区より低くなっているのは発達が遅れたためである。またサイトカイニンは苞葉の着色を抑制する傾向があった。

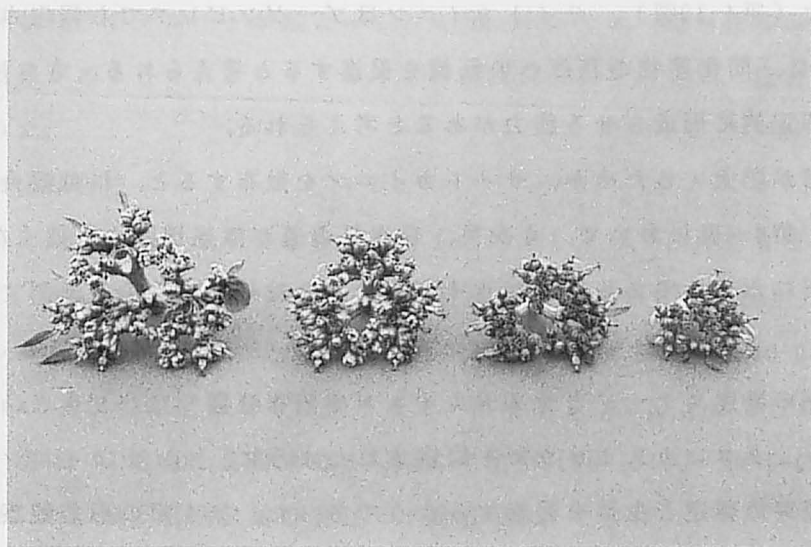
2) 複合花序の発達ステージとサイトカイニンの散布時期

第6章のシュクコンカスミソウでも観察されたように、サイトカイニンは散布後に分化する腋芽の発達と生長を促進するようであった。第1節の形態観察では、短日開始10日後に茎頂0番の杯状花序が、20日後に単位複合花序の1次の杯状花序が、30日後に2次の杯状花序が分化していた。植物体に吸収され、効果が現れるまでの日数を考慮すると、サイトカイニンの散布は短日開始10日後から20日

後を目安に行うのがよいと考えられた。

第4-4表. サイトカイニン散布処理が各次数における杯状花序の着生数に及ぼす影響

処 理 区			次 数					茎径 (mm)
サイトカイニン	濃度 (ppm)	散布日	1	2	3	4	5	
無処理			1.00	2.00	1.15	1.00	0.87	0.54
カイネチン	100	10日後	1.00	2.00	1.75	0.97	0.85	0.59
BA	10	10日後	1.00	2.00	1.65	1.00	0.64	0.85
	25	10日後	1.00	2.30	2.18	1.33	0.81	1.01
カイネチン	100	20日後	1.00	2.00	1.15	0.91	0.86	0.59
BA	10	20日後	1.00	2.10	1.62	1.06	0.64	0.77
	25	20日後	1.00	2.00	1.90	1.39	0.25	0.98
カイネチン	100	30日後	1.00	2.00	1.25	0.96	0.58	0.55
BA	10	30日後	1.00	2.00	1.15	1.09	0.56	0.69
	25	30日後	1.00	2.00	1.40	1.14	0.37	0.83



第4-19図. サイトカイニン散布処理が花序軸と杯状花序の発達に及ぼす影響
右から無処理区、短日10日後カイネチン100ppm区、BA10ppm区、BA25ppm区。

3) サイトカイニンの有用性

小鉢仕立てで複合花序が小さくなる場合、あるいは栽培条件により杯状花序がアポートしやすい場合には、100ppmのカイネチンが有用と考えられる。それによって杯状花序の着生率が高まり、花序軸の分岐本数が増えるため、複合花序のボリューム増大に効果があると思われる。

B Aは生理活性が強く、本実験で使用した濃度では杯状花序と花序軸が大きくなりすぎた。観賞価値を高めるためには、10ppmより低濃度での使用を検討する必要がある。高濃度では奇形を誘発するが、B Aは杯状花序の着生率を著しく高める。

第6節・ポインセチアの複合花序の発達特性（要約）

ポインセチアの複合花序の構成と発達を花芽分化から開花まで経時的に調査した。ポインセチアは限界日長以下の短日になると、まず茎頂部に杯状花序を一つ分化した。その後、主茎上部の葉の腋芽が発達し、杯状花序を構成単位とする複合花序を形成した。その一つ一つをここでは単位複合花序と呼び、花序発達を調べる基本単位とした。

単位複合花序における杯状花序と包葉の分化は非常に規則的であった。すなわち、 n 次の花序軸の頂部に n 次の杯状花序が形成されると、二つの n 次包葉の腋芽が発達し、 $n+1$ 次の二つの杯状花序と四つの包葉を分化した。平均的な株において、分化した杯状花序と包葉の原基は、それぞれ3次目、2次目から規則的に片方の原基がアポートした。原基のアポーションは原基の分化位置と密接な関係があった。原基は2分岐した花序軸の頂部に岐散花序型で二つ分化するが、3次前の原基と反発する側の原基が規則的にアポートした。その結果、単位複合花序は高次では互散花序型の発達をした。

株のソース／シンク比を変える処理を行った結果、複合花序に相対的に多くの同化産物が分配されると考えられる条件下で、複合花序の発達が速く、花序軸の分岐本数が多くなった。逆に減光や摘葉処理により同化産物量を減らすと、杯状花序のアポーションが促進され、花序軸の分岐本数が減少した。

花の品質を決めるうえで重要と考えられる杯状花序のアポーションは、短日開始10日後にカイネチンあるいはB Aを散布することにより抑制できた。

また、観賞価値の高い良品を生産するための基礎資料として、ポインセチアの出

荷までの最適短日日数を調査した。供試品種の 'Gutbber V-10 Amy' では最低 60 日間の短日が必要と考えられた。これより短い日数で出荷すると、人の居住する室内が長日であるために生育相の逆転が起こると考えられた。

第5章 カランコエの花序の構成と発達

カランコエ・ブロスフェルディアナ (*Kalanchoe blossfeldiana* Poelln. : 以下カランコエとする) はマダガスカル島の原産である。系統分離や異系交配などが繰り返されて花色や草姿が豊富となり、矮性種は鉢物として、高性種は切花として利用されている(1)。

カランコエは、質的な短日植物であり、限界日長以下の短日になると、茎頂部に岐散花序を形成する(第5-9図)。その花序は、岐散型分岐を数回続けた後、分化した小花原基のアボーシオンにより発達を停止する。切花用品種においては、花序のボリュームが品質上問題となるが、花序のボリュームは小花数によって決まり、その小花数は小花のアボーシオンが起こり始める花序軸の分岐次数によって決まる。花序の品質は切花単価に大きく反映することから、どのような要因によって、どのような条件下で小花のアボーシオンが起こるのかを明らかにしておくことは、実際栽培のために重要である。

本章では、小花数が個々の花序で変動しやすいというカランコエ花序の発達特性を、小花のアボーシオンという観点から調査した。

第1節 花序発達の規則性と可変性

植物は、力学的、熱力学的に最も安定するように、かたちを制御しながら発達していくと考えられる(61, 64, 70)。力学的には、重力と風による外部から加わる力と、浸透圧(膨圧)により内部から発生する力があり、植物はこれらの力を受けながらかたちを決める。熱力学的には、植物体表面と外気の間に熱のやりとりがあり、植物は熱エネルギー的に最も安定するように体積と表面積を制御する(64)。

花序も例外ではなく、上述したような物理的制約を受けながら発達すると考えられる。したがって結果的に、花序の各部位には発達の規則性ともいえるべき相関(数、太さ、長さ、重さ)が現れると考えられる。本節では、小花数の異なる花序について形質の相関関係を調べ、その結果をもとに小花のアボーシオンがどのような原因で起こるのかを考察した。また、花序発達の制御の可能性を明らかにするため、小花の大きさの可変性についても調査した。

1. 材料および方法

実験には、栄養繁殖した切花用高性種の‘レッド・グロウ’を用いた。実験は2回繰り返した。1回目は、1986年の7月21日に挿し木し、8月11日に3.5号の素焼き鉢に鉢上げした。2回目は、1987年の6月17日に挿し木し、3.5号鉢に鉢上げ後しばらく育苗し、7月25日に5号の素焼き鉢に鉢替えした。いずれも、12℃以上に加温したハウス内で栽培した。施肥は、15N-8P-17K-2Mg-0.1Mn-0.1B-6Ca-0.18Feの肥料を50倍にうすめた液肥を毎週与えた。株の整枝は行わず、自然日長の短日下で、1鉢当たり数個（任意）の花序を形成させた。

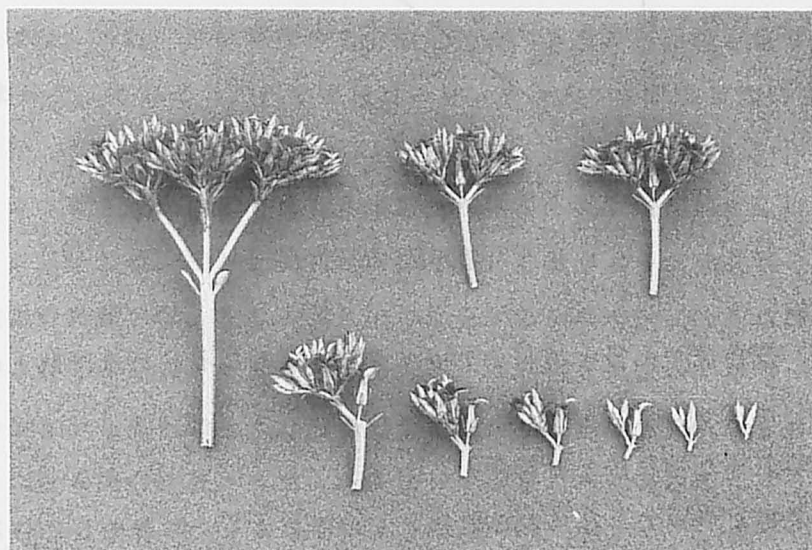
小花が10花程度開花した時期に花序をサンプリングした。調査に当たっては、花序の構成の特徴並びに発達規則性がよくわかるように、花序をいくつかの構成要素に分けた（第5-1図）。1本の切花としてみた場合、カランコエの典型的な花序は第5-2図の様な形をしている。すなわち、小花の三つの大きな集合体から成っているので、その一つ一つを単位花序（unit）とした。単位花序もまた再帰的パターンの繰り返りになっているので、単位花序を構成する小花のより小さな集合体としてモジュール（module）を考えた。モジュールは10個までの小花の集合体とし、それ以上厳密な定義は与えない。そして花序の最も小さな構成単位として、一つの花、小花柄、2枚の苞葉、二つの苞葉腋芽、花序軸を取り上げ、これをフィトマー（phytomer）とした（第5-2図）。このように、植物体をいくつかの階層に分け、その生長と発達を解釈するという方法論は、植物生態学でよく行われている(71)。本報では上述のような階層に花序を分け、花序の新鮮重、花序軸の直径（苞葉の着生方向）、小花のアボーションが起こり始める次数、小花数、小花の体積を測定した。小花の体積は、ペゴニア・ルツェルナ（第3章）と同様の方法で測定した。

2. 結果

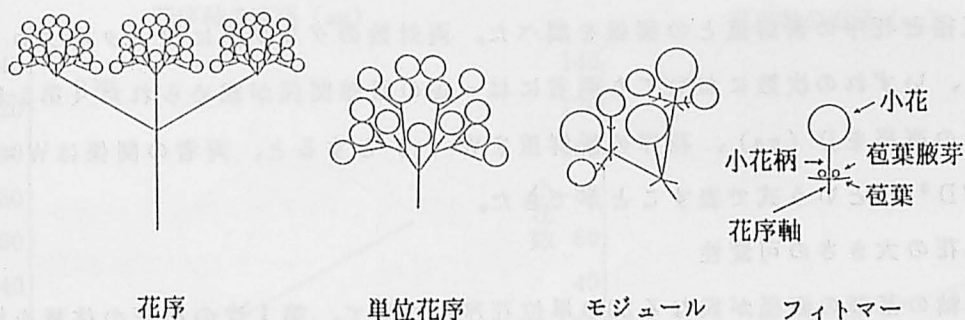
1) 花序軸の直径と小花のアボーションが起こり始める次数との関係

92の単位花序について、1次の花序軸の直径と小花のアボーションが起こり始めた次数（最低次数）との相関係数を求めたところ、 $r=0.88$ という値を得た。高次の5次あるいは6次から小花がアボートした個体は頻度が高く、回帰直線によく適合していたが、4次以下の低次から小花のアボーションが起こった個体は、花序軸の直径にバラツキが大きく、回帰直線への適合度は低かった（第5-3図）。小花のアボーションが起こり始める次数は、本実験のサンプルでは7次を上限とし、8次以

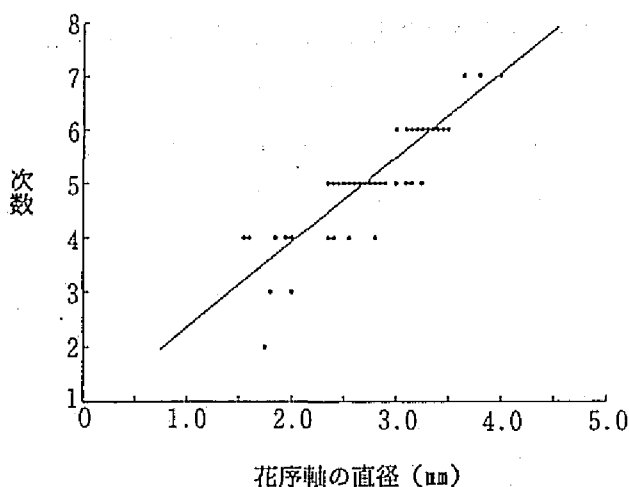
上の個体は観察されなかった。直径4mm以上の太い花序軸を持つ個体では、1次小花の着くべき位置に、小花の代わりに単位花序が形成されていた。



第5-1図. 再帰的パターンの繰り返しにより、相同な部分からなるカランコエの花序



第5-2図. 花序の構成要素



第5-3図. 花序軸の直径と小花のアボーションが起こり始める次数との関係

2) 花序軸の直径と着花数との関係

30の単位花序について、花序軸の直径とその部位より上に着生している小花数との関係を、1次から4次までの次数についてそれぞれ調査した(第5-4図)。いずれの次数についても花序軸の直径と着花数との間には密接な関係があり、相関係数は1次から順に、0.92、0.95、0.93、0.85となった。次数が高くなると、小花のアボーションのため、回帰直線の傾きは小さくなった。

3) 花序軸の直径と花序の新鮮重との関係

単位花序の1～3次についてそれぞれ31個、合計93個のサンプルについて、花序軸の直径と花序の新鮮重との関係を調べた。両対数のグラフ上にデータをプロットすると、いずれの次数においても両者には一定の直線関係が認められた(第5-5図)。花序軸の直径を D (mm)、花序の新鮮重を W (g)とすると、両者の関係は $W = 0.0967D^{3.13}$ という式で表すことができた。

4) 小花の大きさの可変性

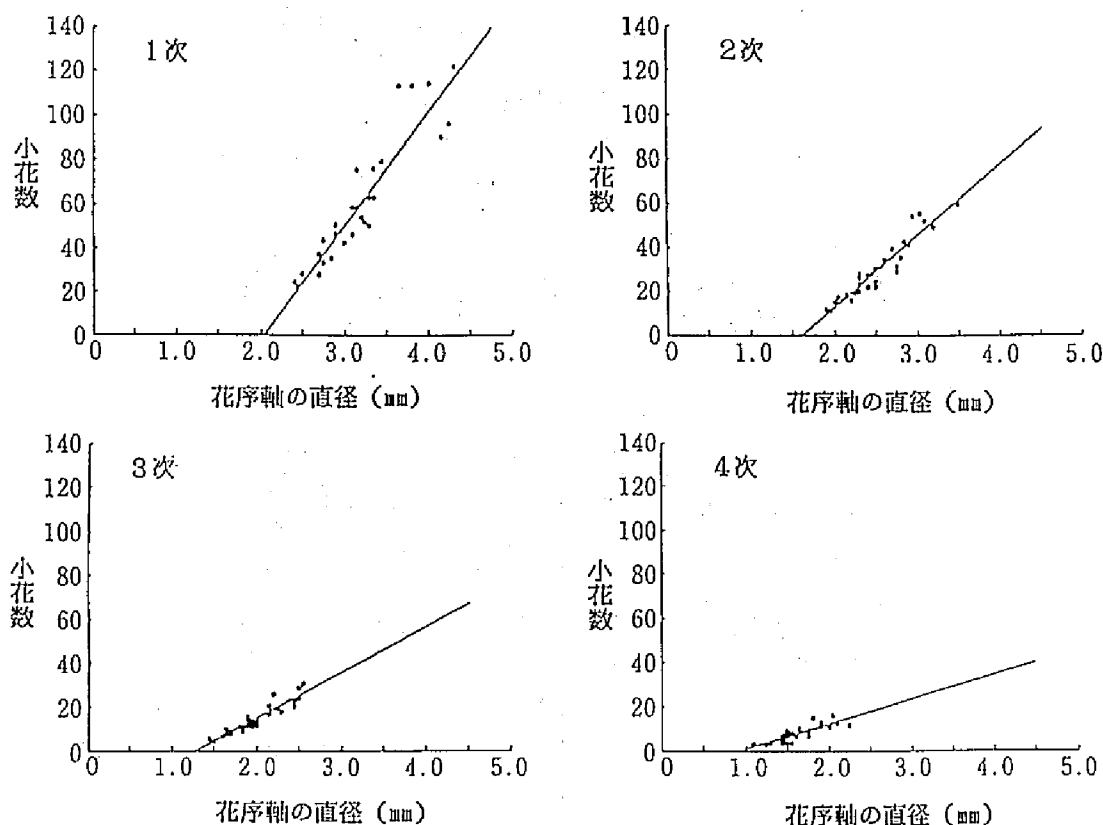
花序軸の基部の直径が異なる20の単位花序について、第1次の花の体積を測定したところ、 $135 \pm 4 \text{ mm}^3$ (95%の信頼度)となった。第1次の花を基準に比較すると、花序軸の直径は小花の大きさに影響せず、花序間で小花の大きさはほとんど変わらなかった。また、10の単位花序について、1次から4次までの各次数の小

花の体積を測定したところ、同じく95%の信頼度で、それぞれ $143 \pm 6 \text{ mm}^3$ 、 $146 \pm 5 \text{ mm}^3$ 、 $134 \pm 5 \text{ mm}^3$ 、 $116 \pm 5 \text{ mm}^3$ となった。4次目の小花は調査の時点で未発達であった。カランコエの小花の大きさは、同じ花序内で回数によってもあまり変化しなかった。

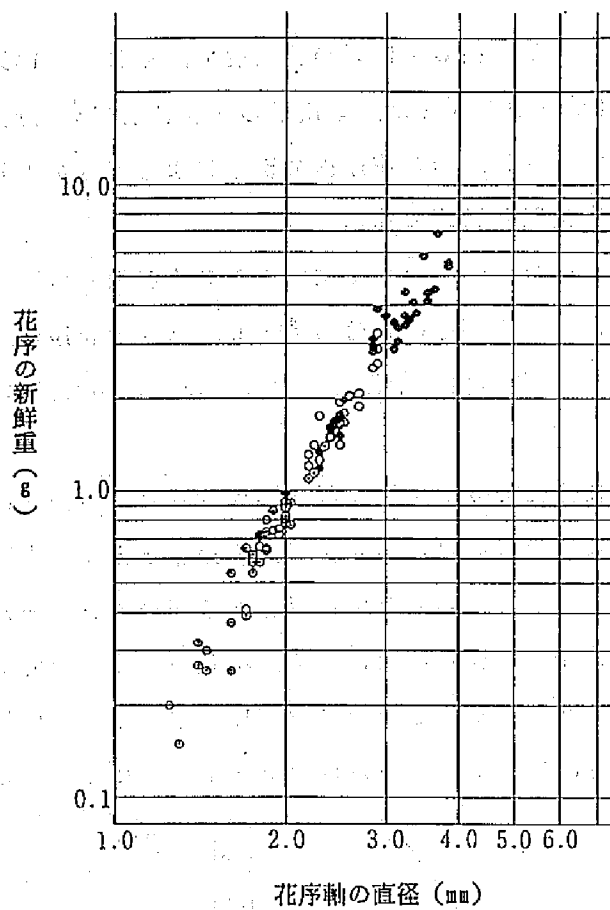
5) モジュールの着生位置と発達の強弱

20の花序について、モジュールの着生位置とその小花数との関係を調査した。この場合のモジュールは、単位花序の8分の1とし、4次の花序軸を基準に調査した。第5-6図において、それぞれの円の半径はモジュール内の小花数に比例するように作図した。

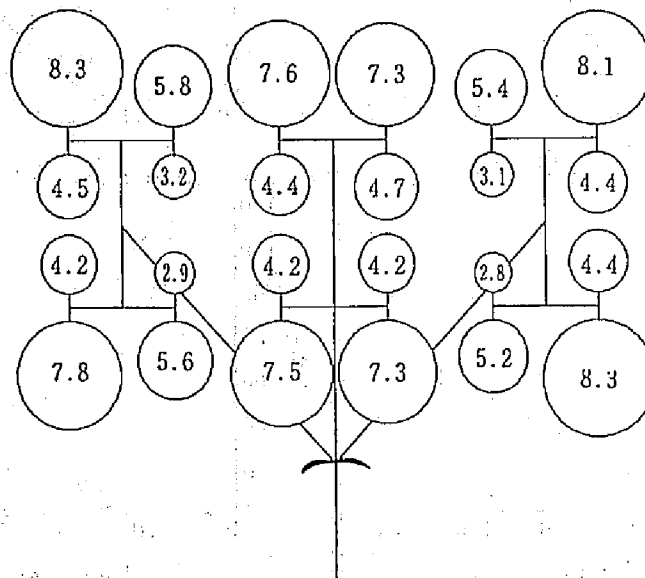
モジュールは着生位置によりその発達程度が異なった。空間的に広い側（花序の外側）のモジュールは、相対的に発達が良く、花序軸が太くて小花数の多いものとなった。空間的に狭い側、すなわち互いに反発する側のモジュールは発達が悪かった。反発する側のモジュールは花序軸が細く、小花が発達途中でアボートした結果、着生小花の少ないものとなった。三つの単位花序の中央のものに見られるように、条件が同じになる場合には、モジュールはシンメトリーに発達した。



第5-4図. 各次数における花序軸の直径と着花数との間の関係



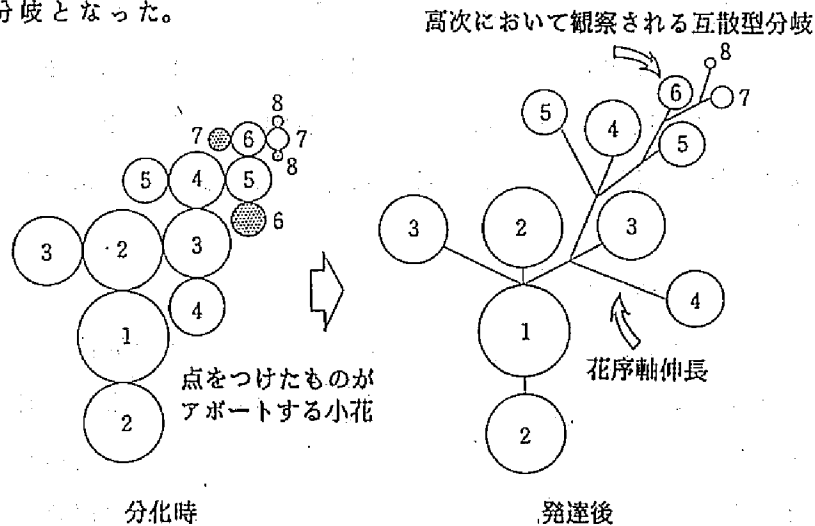
第5-5図. 花序軸の直径と花序の新鮮重との間の関係
(●: 1次、○: 2次、◎: 3次)



第5-6図. モジュールの着生位置とその発達の強弱 (数字は小花数)

6) 小花の着生位置とアボーションとの関係

フットマーを基準に、小花の分化から開花までの発達過程を顕微観察した。小花の分化時と発達後の様相を模式図で示すと第5-7図のようであった。分化時において小花は岐散型分岐により規則的に配列していた。やがて花序の発達とともに花序軸が伸長し、小花が低次より発達すると、点をつけた位置の小花が規則的にアボートした。図は6次より小花のアボーションが起こった例を示している。小花のアボーションは一度起こると引き続いて起こるため、花序のその後の発達には図に示したような互散型分岐となった。



第5-7図. 花序の分化・発達過程

3. 考察

任意にサンプリングした小花数の異なる花序について、花序軸の基部の直径と小花のアボーションが起こり始める次数、総小花数、花序の新鮮重の間にはそれぞれ高い相関関係が認められた。カラコエの花序は、短日条件下で頂芽あるいは側芽が発達伸長して形成される。本実験の結果は、花序の生長点が仮軸型分岐を繰り返しながら岐散花序を構成していく過程で、花序軸の太さが花序発達の制限要因となっていることを示唆している。花序軸の太さが発達の制限要因となる原因については、花序軸のもつ機能から以下のように考察できる。

1) 花序軸の支持組織としての制限

花序はその着生方向からみると大きく二つに分けられる。ペゴニアのいくつかの種やフジ (*Wisteria floribunda* DC.)、アセビ (*Pieris japonica* D. Don.) などのように着生位置から下に向かって垂れ下がって咲くものと、ここで取り上げたカ

ランコエのように上に向かって咲くものである。後者の場合、花序軸は重力に抗して花序を支持しなければならない。カランコエの花序は、細い花序軸の上に多数の小花が着くという力学的には非常に不安定な形をしている。花序軸は基部を支点とするあらゆる向きの力のモーメントに耐えなければならない。今回得られた $W = 0.0967 D^{3.13}$ という関係式は、花序軸の支持力が直径により変化することを示している。花序軸が太くなればなるほど、小花数の多い大きな（重い）花序を支持できることになる(70)が、花序軸の発達にも限界がある。花序軸の支持能力を越えた重さまで小花を分化すると花序は倒伏してしまう。花序の生長点（苞葉腋芽）の分裂活性はかなり遅くまで残っているにもかかわらず（後述）、小花の分化・発達は花序軸の直径に応じた次数で止まる。花序軸の支持組織としての限界から、上記の関係式を満たす新鮮重（W）を上限とし、小花の分化、発達が停止するのではないかと考えられる。

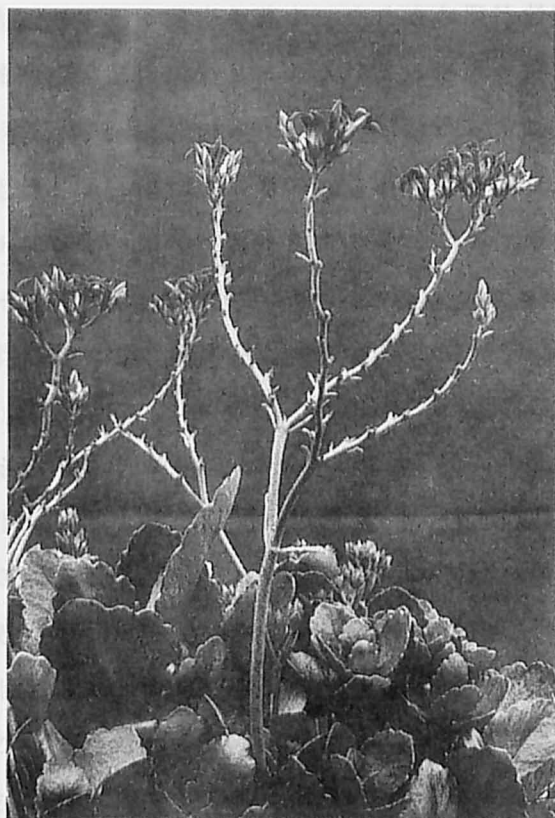
2) 花序軸の通導組織としての制限

ポインセチアやアイリスのように非常に大きな苞葉を持つ花序もあるが、一般に花序につく小花の苞葉は非常に小さい。カランコエにおいても苞葉は普通葉に比べて極端に小さい。したがって、苞葉による光合成産物が花序の発達に寄与する割合は小さいと考えられ、カランコエの場合、花序の構築に必要な同化産物は花序軸の篩部を通して普通葉より供給されていると推察される。

カランコエの花序は三つの単位花序からなる。それらはそれぞれ n 次において 2^{n-1} 個の小花を分化するため、花序の総小花数は発達の次数とともに幾何級数的に増える。小花はやがて低次より開花し、受精して結実する。したがって、花序の構築に必要な同化産物量も花序の発達にともなって急激に増大していく。しかし、一定時間内に篩部を通して輸送される同化産物量には限界がある。分岐次数が高くなると、必要十分量の輸送が間に合わなくなり、競合により同化産物の不足した小花がアボートすると考えられる(8, 15, 44, 74)。カランコエの小花は大きさの可変性が小さく、不足した同化産物に応じて相対的に小さな小花が形成されることはない。小花原基は、発達・開花するかアボートするかの、二者択一的な選択をされると考えられる。

小花のアボーションは一時的な同化産物の不足（必要なときに必要なだけの同化産物が供給されない）が原因で起こるということについては、多くの小花が開花し、

外観上発達が停止したように見える花序において、花序の一部や発達した小花を切除すると再び盛んに小花が発達し始めることから強く示唆される（第5-8図）。花序の一部あるいは発達したすべての小花を切除した花序は20次以上まで発達を続けることから、同化産物が十分供給される条件下では花序内の生長点の分裂活性はかなり遅くまで残るものと思われる。花序軸は分岐により次数とともに細くなっていくが、十分な同化産物が何次まで供給されるかにより、小花のアボーション、ひいては総小花数が決まるものと思われる。花序軸が太ければ節部の断面積が大きく、同化産物の輸送力も高いと考えられる。小花のアボーションが起こり始める次数と1次の花序軸の直径との間に高い相関が現れるのは、花序軸の直径により同化産物の単位時間当りの輸送量が変わるためであると思われる(22,65)。



第5-8図. 花序の一部や発達した小花を切除したことにより、高次において岐散型分岐が復活した花序

以上の考察において、著者は花序軸の太さが原因で、着花数がその結果であると考えた。先に花序当たりの着花数が決まり、それに応じて花序軸が十分な太さにまで発達する、すなわち花序軸の太さは花序発達の結果であると考えられなくもない。しかし、1次の小花が未開花である短日開始後80日経った花序において、すでに8～9次まで岐散型分岐が進んでいること、小花は肉眼で見える大きさにまで発達した後白変してアボートすることから、小花は分化しても花序軸の直径に応じた数までしか発達できないと考えられる。発達した小花を除去すると、花序軸の先端部が大きくなって再び岐散花序が形成されるので（第5-8図）、花序の発達程度に応じて花序軸の直径が調節されるフィードバック的な制御も少しは働いているが、通常は花序軸の直径は分化の段階である程度まで決まっているものと推察される。

小花のアボーションは花序軸の太さに応じた次数から起こり始めるが、岐散型分岐により分化した二つの小花原基のうちどちらがアボートするかは、それら原基の着生位置により規則性が認められた。小花の次数を n とすると、二つ分化した n 次原基のうち、先に分化し発達している $n-3$ 次の原基と空間的に反発する側の原基が規則的にアボートした（第5-7図の点を付けた原基）。花序軸の伸長方向でみると左右の原基が交互にアボートすることになり、結果的に外見上は互散型分岐となって発達することとなる。このような発達パターンは、ポインセチア(18)、ゴマノハグサ属の *Scrophularia umbrosa*(73)、ペゴニア・センパフローレンスでも認められる。高次において互散型分岐となるのは、種を越えた、岐散花序特有の発達パターンではないかと考えられる。

着生位置と発達程度との関係は、モジュールについても認められた。反発により空間的に狭い側に発達伸長するモジュールは、花序軸が細く、小花のアボーションが低次から起こった。それらは発達の停止する（分化した二つの小花原基の両方がアボートする）時期も早く、結果的に占有空間の小さい、小花数の少ないモジュールとなった。実験に供した‘レッド・グロウ’の典型的な花序は、小花が平面上に配列するようなキャノピーになる。小花原基が限られた空間内で分化する過程において、花序軸の分岐方向と太さを調節することにより(14, 61)、空間を有効に利用するための自然の間引き機構が働くのではないかと考えられる(60)。

市場では小花数の多いボリューム感のある切花が要求される。カランコエの花序は以上に述べたように、花序軸の太さでその発達が規定される。実際栽培において

は、茎の太い充実した株を育てれば、花序軸の太いボリューム感のある切花が得られることになる。小花の大きさの可変性は小さく、一年を通して小花の大きさは変化しない。切花や鉢花の観賞価値を高めるために、小さな花をたくさん着花させる、あるいは大きな花を少なく着花させる、といった人為的な制御は非常に難しいと結論される。

第2節 減光処理が花序発達に及ぼす影響

前節において、小花のアボーシオンは同化産物の不足が原因で起こることが示唆された。本節ではこの点を明確にするため、黒色寒冷紗による減光処理を行い、同化産物が不足する条件下で、花序の発達がどのように変化するかを調査した。

1. 材料および方法

‘レッド・グロウ’を1988年6月10日に挿し木し、6月28日に3.5号鉢に鉢上げした。7月23日に5号鉢に鉢替えし、ビニルハウス内で栽培した。施肥は、 $15\text{N}-8\text{P}_2\text{O}_5-17\text{K}_2\text{O}-2\text{MgO}-0.1\text{MnO}-0.1\text{B}_2\text{O}_3-6\text{CaO}-0.18\text{Fe}$ の肥料を水に溶かし、Nが300 ppmの濃度で毎週与えた。ポインセチア同様、開花促進処理として、8月2日から9月23日まで9時間日長（8:30～17:30）の短日処理を行い、その後は自然日長とした。

減光処理は、遮光率51%の黒色寒冷紗を用いて、短日処理を終了した9月23日から11月11日まで50日間行った。株は途中5本仕立てに整枝した。処理区は、無処理区、寒冷紗2枚区、寒冷紗4枚区で、1区10個体とした。

調査は、各株5シュートのうち最も生育のよかったものについて行った。減光処理終了時にシュートの茎径（花序の着生節より一つ下の節間の茎径）と着生しているユニット数を調査した。1番花が開花した日を開花日とし、収穫は小花が10花程度開花した時を自安に行った。収穫時には、シュート（切花）当りの小花数と小花の体積を調査した。

2. 結果および考察

1) 花序の発達に及ぼす減光処理の影響

催花後の50日間の減光処理は、カランコエ花序の発達に有意な影響を及ぼした（第5-1表）。開花は2枚区で9日、4枚区で16日遅れ、減光が花序の発達そのものを大きく遅らせることが示された。

シュートは減光により、茎が細く、やや徒長ぎみに節間が長くなった（第5-9図）。各葉腋の腋芽は、無処理区ではそのまま発達してユニット（岐散花序の1単位）となったが、減光区とくに4枚区では途中で発達を停止するものが多かった。小花数はユニット数を反映した結果となり、無処理区と2枚区で有意差はなかったが、4枚区では1シュート当たり100花程度数が少なくなった。

小花の大きさは、1花序当たり5個の小花、すなわち1区当たり50個の小花で比較した。小花の体積は、ポインセチア同様正規分布したが、相対的に大きさのばらつきが小さく、減光処理によってもそれほど大きな変化はなかった（第5-10図）。

第5-1表. 減光処理が花序の発達に及ぼす影響（50日後）

処理区	開花日	茎径 (mm)	ユニット数	小花数 ^y
無処理区	11月14日 ^a ^z	5.16a	10.1a	245.9a
2枚区	11月23日 ^b	4.74b	8.3a	211.1a
4枚区	11月30日 ^c	4.11c	4.5b	154.4b

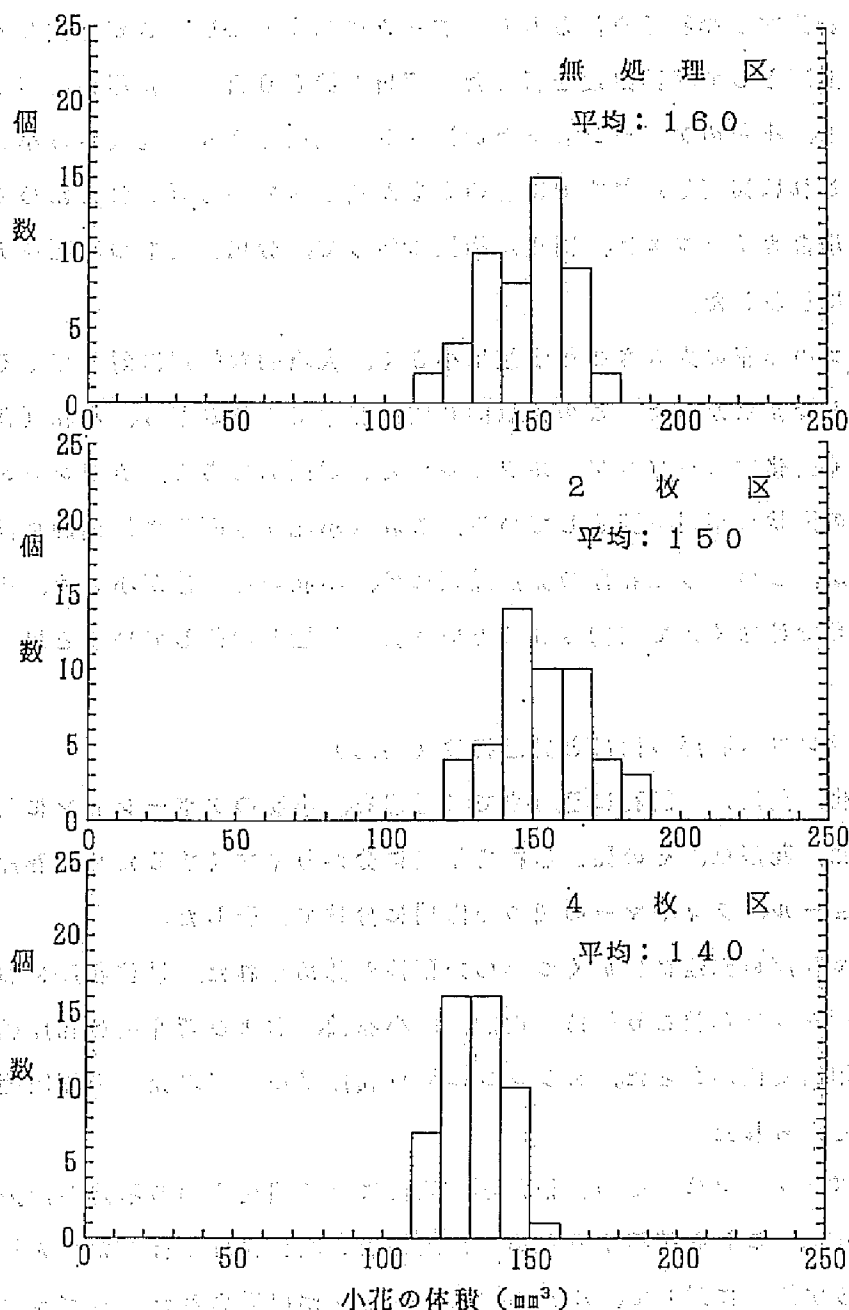
^z: Duncanの多重検定により異なる文字間に5%で有意差あり

^y: 収穫時の小花数



第5-9図. 減光処理が植物体の生長と花序の発達に及ぼす影響
左から無処理区、寒冷紗2枚区、4枚区。

は、減光処理が、小花の体積に及ぼす影響を明らかにする。減光処理は、小花の体積に及ぼす影響を、減光処理前後の小花の体積の分布の比較から明らかにする。減光処理前後の小花の体積の分布の比較は、減光処理前後の小花の体積の分布の比較から明らかにする。



第5-10図、減光処理が小花の体積の分布に及ぼす影響

2) 器官の大きさの可変性からみた花序の発達特性

減光処理は、短日開始後花序がまだ未発達の段階から行われた。花序の発達初期に同化産物が不足すると、カランコエは莖を細くし、低次から小花のアボーションを起こし、着生する小花数を減らした。データには示していないが、同じく同化産物を減らす処理として摘葉処理を行った。短日開始60日後、花序が発達中に成葉を切除すると、小花のアボーションが促進され、無処理よりも低次から小花がアボートした。これは摘葉処理がすでに莖の太さが決まってから行われたためである。このような場合カランコエは、同化産物量に応じて、分化発達中の小花をアボートさせるように思われた。

カランコエの小花の大きさの可変性は小さく、人為的な処理に対してもその大きさをほとんど変えなかった。この点は同じ岐散花序でありながら、小花(雌花)の体積が大きく変化するペゴニア・ルツェルナとは対照的である。カランコエ花序のキャノピーの形状は平坦で安定している。これは小花が平面状に規則的に配列するためであるが、このような花序の発達様相には、小花の可変性が小さく、小花数が小花の大きさではなく数で制御されるという発達特性が関係していると思われる。

第3節 カランコエ花序の構成と発達特性(要約)

小花の分化、発達から開花に至るまでの過程を、小花のアボーションに着目しながら調査した。花序は、その発達過程を単純に分かりやすくするため、花序、単位花序、モジュール、フィトマーの四つの階層に分けて調査した。

カランコエ花序の発達にはいくつかの規則性が認められた。単位花序において、小花のアボーションが起こり始める回数、総小花数、および新鮮重は花序軸基部の直径と高い相関関係があった。カランコエでは花序軸の直径が発達の制限因子になっていると考えられた。

小花のアボーションは、その様相から、競合による同化産物の不足が原因で起こると考えられた。これを確認するため、摘葉処理と減光処理を行った。人為的に同化産物を減らす処理に対して、小花のアボーションが促進された。ペゴニア・ルツェルナとは異なり、カランコエは小花の大きさの可変性が小さかった。同化産物が不足すると、小花はペゴニア・ルツェルナのように小さくならずアボートした。

小花のアボーションと小花の着生位置には密接な関係があった。小花のアボーション

目ンが起こると花序は互散型分岐で発達した。

モジュールの発達もまた着生位置と密接な関係があった。発達できる空間が広い外側で強く、狭い内側で弱い傾向にあった。その結果、花序は小花が平面上に配列するようなキャノピー（草冠）を構成した。

第6章 シュクコンカスミソウの花序の構成と発達並びにその制御

シュクコンカスミソウ (*Gypsophila paniculata* L.) は、地中海東部沿岸を中心に欧州東部からシベリアにかけて自生している(53) (第6-13図)。花束、コサージュ、ブーケなどの添え花として、あるいは生け花やフラワーデザインの材料として、一年を通してかなりの需要がある。生産される品種の大部分は、1935年にアメリカで育成されて以来、シュクコンカスミソウの代表品種となっている八重咲きの‘ブリストル・フェアリー’である(34)。本品種の生長と開花の特性は近年かなり明らかになり、それに基づく開花調節技術と、暖地や冷涼地など生産地の気候条件を利用して、現在では全国的な周年出荷体系ができあがっている。

出荷された切花は、アレンジメント用に長いまま1本の花として利用されたり、花束用に枝切りされたり、用途に応じて使い分けられる。いずれの場合も、添え花としては小花が一定の密度で散在していることが大切である。そのため、市場においては品質上のいくつかの要求がある。切花は、新鮮重が大きく、莖長が長く、開花側枝が多くついたボリュームのあるものがよいとされる。また、出荷時の切り前にもよるが、小花の開花期が揃っていることも重要な要素である。一方、莖が軟弱で枝が垂れ下がったり、枝散花序の花序軸や小花柄が長くて散開したりすると、切花単価は著しく低下する。需要の多い時期では、良品と不良品の価格差が10倍以上になることもあり、実際栽培において良品を作ることがいかに大切であるかが分かる。

本章では、シュクコンカスミソウ花序の発達特性を明らかにするとともに、人為的な制御の可能性について調査した。

第1節 花序発達の規則性と可変性

これまでの研究で作型ごとの開花調節がほぼ可能となったことから、今後は良品を安定して生産するための技術の開発が必要であると思われる。そのためにはまず、シュクコンカスミソウ花序の発達の規則性と可変性の程度を明らかにしておく必要がある。花序の構成が栽培環境によって変化する様相を、莖や花序軸の太さあるいは小花数など比較的とらえやすい形質(要素)で調べ、その結果、栽培環境と花序構成の変動との関連性が明らかになれば、人為的な制御の可能性も含め、作型や裁

培地に適した栽培方法を検討することが可能になると思われる。本節では、シュクコンカスミソウを時期を変えて栽培し、花序の構成と発達が栽培条件によりどのように変化するかを、その規則性と可変性に着目して調査した。

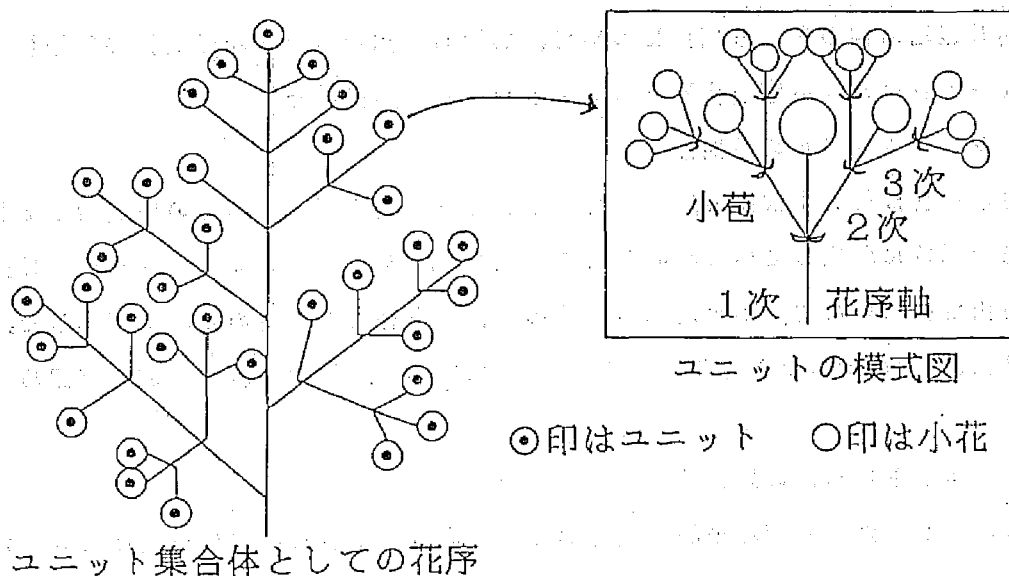
1. 材料および方法

「ブリストル・フェアリー」を用いて、以下のような二つの実験を行った。前章のランコエと同様に生物物理的な観点から、シュクコンカスミソウ花序の発達の規則性と可変性を調べることにした。

実験1 花序発達の規則性

1℃で80日間冷蔵した親株から、1987年9月10日に挿し木し、9月30日に36cm×60cm×深さ18cmの木箱に6株ずつ定植、10月7日に摘心した。株は2本仕立てとし、発蕾まで4時間の光中断(22:00-02:00)を行った。栽培は、夜温を10℃以上に維持したハウス内で行い、15N-8P-17K-2Mg-0.1Mn-0.1B-6Ca-0.18Feの肥料を約400倍(N300ppm)に希釈して毎週与え、灌水は適宜行った。

調査にあたっては、シュクコンカスミソウを岐散花序の集合体と見なし、その単位となる岐散花序(ユニットという)を調査の基本単位とした(第6-1図)。よく生長、開花した株について、茎径およびユニットの花序軸径、新鮮重、小花数、発達した小花の最高次数を調べた。



第6-1図. シュクコンカスミソウの花序とユニットの模式図

実験2 花序発達の可変性

栽培は時期を変えて5回行った。耕種概要は次のとおりであった。

第1期：1987年8月12日に挿し木し、9月29日露地に定植した。そのまま越冬させた苗を1988年3月1日に掘り上げ、木箱に定植した。

第2期：1988年4月7日挿し木、5月2日定植、5月10日摘心した。

第3期：4月22日挿し木、5月24日定植、5月30日摘心した。

第4期：5月30日挿し木、6月17日定植、6月22日摘心した。

第5期：6月13日挿し木、7月1日定植。そのまま7月25日まで15℃で育苗した後、掘り上げて1か月間1℃で冷蔵した。8月25日に定植し、実験に用いた。

いずれも挿し木の親株には冬季に十分な低温を受けたものを用い、36cm×60cm×深さ18cmの木箱に6株ずつ定植し、2本仕立てとした。1区は2箱24シュートとした。栽培は夜温を12℃以上に維持したハウス内で行った。かん水、施肥は実験1と同様に行った。

調査は、第1花開花日、茎長、節数、切花重、1次側枝数、2次側枝数、小花数について行った。また、ユニットレベルでの変化を明らかにするため、実験1に示した項目の調査も行った。

2. 結果

実験1 花序発達の規則性

同じ栽培時期の異なる個体について、共通して認められる花序発達の規則性を、シュートレベル（主茎全体）とユニットレベルで調査した。

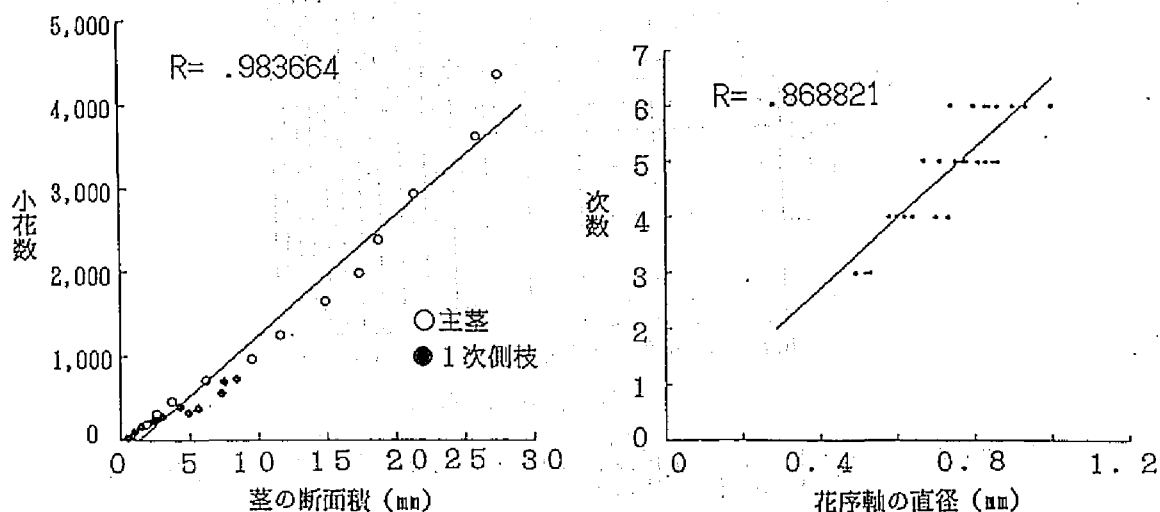
1. シュートレベルの規則性

主茎の各節位と1次側枝について、それぞれ節間の真ん中の茎の断面積とそれより先の部位に着生している小花の数を調査した。シュクコンカスミソウの茎は完全な正円ではないので、茎の断面積は茎の長径を直径とした円の面積で概算した。結果は第6-2図に示したとおり、両者には非常に高い相関関係（ $r=0.984$ ）が認められた。

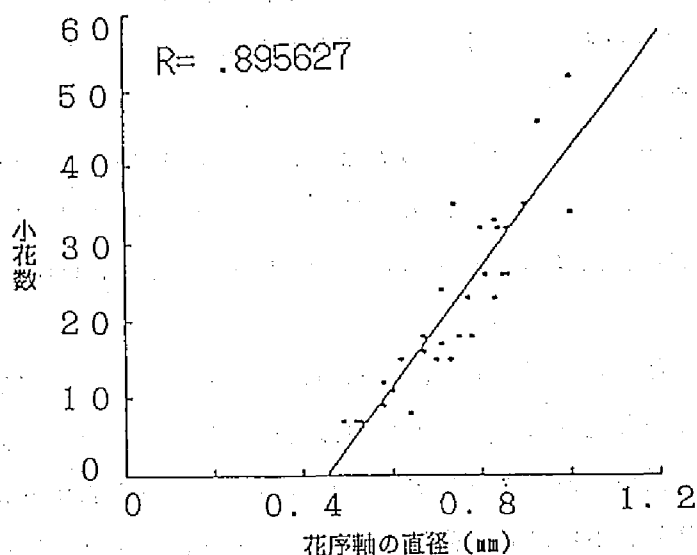
2. ユニットレベルの規則性

ユニットすなわち個々の岐散花序の発達程度は、それらの着生位置により異なった。主茎上あるいは上位側枝に着生したユニットは、花序軸が太く、発達する小花の次数が高く、小花数が多かった。一方、下位節や2次側枝、3次側枝に着生した

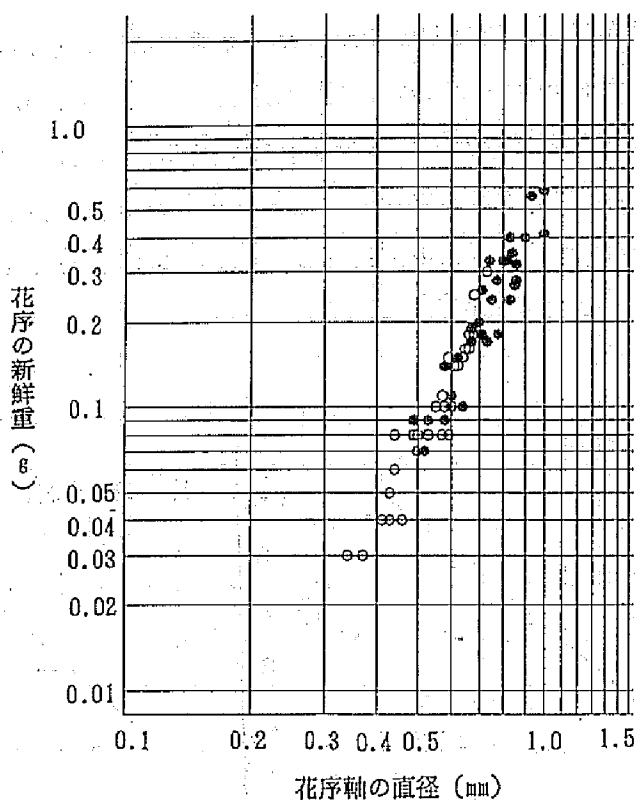
ユニットは花序軸が細く、発達がわるかった。さまざまな部位からランダムにサンプリングした31個のユニットについて、花序軸の直径と発達した小花の最高次数および小花数との関係を調べたところいずれも高い相関関係が認められた(第6-3、6-4図)。また、ユニットの新鮮重も両対数のグラフ上で花序軸の直径と相関関係が認められた(第6-5図)。花序軸の直径をD(mm)、新鮮重をW(g)とすると、 $W=0.535D^{2.83}$ という関係式が得られた。



第6-2図. 茎の断面積と小花数との間の関係 第6-3図. 花序軸の直径と発達した小花の最高次数



第6-4図. ユニットにおける花序軸の直径と小花数との間の関係



第6-5図. ユニットにおける花序軸の直径と花序の新鮮重との間の関係
(●: 1次、○: 2次)

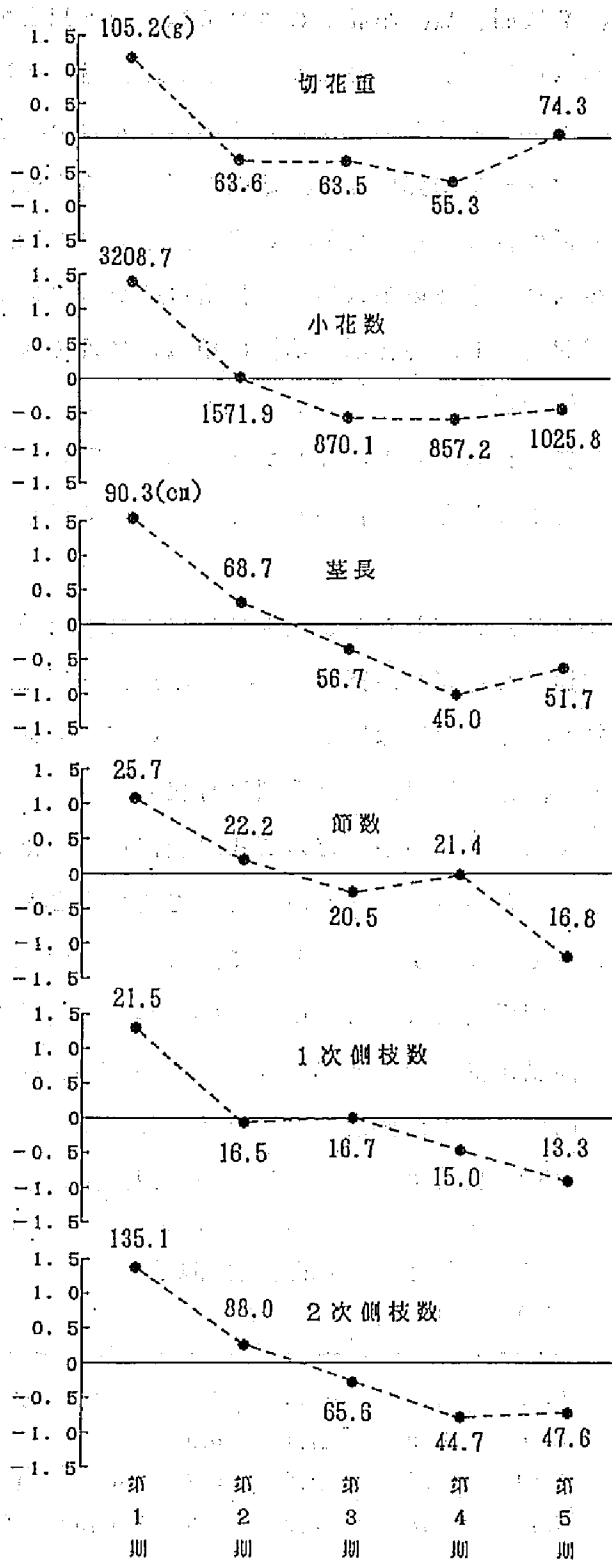
実験2 花序発達の可変性

季節の進行にともなう栽培環境の変化により、花序の構成がどのように変化するかを、シュートレベルとユニットレベルで調査した。

1) シュートレベルの可変性

5回の栽培において、定植日から第1花開花日までの日数を到花日数とすると、それぞれ77.5日、67.5日、59.5日、63.1日、46.5日となり、定植が遅くなるほど少ない日数で開花する傾向にあった（第3期59.5日と第4期63.1日との間には有意差なし）。

花序の構成に関与する形質として、切花の重さ、茎長、節数、1次側枝数、2次側枝数、小花数を取り上げたが、これらの形質はそれぞれ単位と次元が異なる。そこで、これらの形質が季節とともにどのようなパターンで変化するかを分かりやすくするため、それぞれ平均が0、分散が1になるようにデータを標準化した（第6-6図）。



第6-6図. 切花形質の季節変動 (図中の数字は実測値)

切花の重さ、莖長、2次側枝数、小花数については、第4期までは減少し、第5期で再び上昇するという同じパターンで季節変動した。節数と1次側枝数は、形質としての変異幅が小さく、個体差がデータに強く影響したため、上記の4形質とは異なり、やや不規則なパターンで変動した。草姿の変化でみると、第4期までは定植時期が遅くなるほど低節位で花芽分化し、切花は、草丈の低い、莖の細い、側枝（1次及び2次）の少ない、小花の少ない、生体重の軽いものになった。これらの形質は一定の連関で季節変動し、各作期の草姿は相似形に近くなった。

2) ユニットレベルの可変性

1シュート当たり上位三つのユニットをサンプリングし、同じ部位のユニットの構成がどのように季節変動するかを、1作当たり24シュートで72個のユニットについて調べた。

ユニットの構成の変化は、上述したシュートの変化と反対の動きをした。新鮮重、花序軸径、小花数、発達した小花の最高次数は、第1期から第4期まで定植時期が遅くなるにつれて増加し、第5期には新鮮重を除き再び減少した（第6-1表）。そのほか形態的な変化として、第2期以降の高温期に分化したユニットは、花序軸が長く、個々の小花が大きくなる（いわゆるだんご花）傾向にあった。

シュクコンカスミソウにおいては、切花品質として莖の硬さが重視される。そこで、莖の強度を作期によって比較する指標として、第6-5図で示した花序軸の直径（D）と新鮮重（W）との関係式を求めた（第6-1表）。 $W = aD^b$ なる関係式において、aは直径1mmの花序軸が支持できる重さ（g）を示している。花序軸の相対的な強度（a）は0.38から0.99まで季節変動し、高温期の作期で高くなる傾向があった。

第6-1表. ユニットの形質の季節変動

栽培時期	新鮮重 (g)	軸直径 (mm)	小花数	分岐次数	a^z	b^y
第1期	0.22	0.78	21.9	4.8	0.38	2.09
第2期	0.48	0.80	27.1	5.0	0.71	2.27
第3期	0.80	0.93	27.5	5.2	0.86	1.79
第4期	1.12	1.16	44.2	5.8	0.75	2.14
第5期	1.33	1.07	42.3	5.7	0.99	2.71

$z, y: W = aD^b$

3. 考察

実験1および実験2の合計6回の栽培において、作型によっては供試苗の育苗方法がかなり異なるが、いずれも、その作型において生長活性の高い苗(32)を得るための方法として行った。ここでは、苗の来歴はシュクコンカスミソウ花序の発達には影響せず、最終的な花序の構成はその時の栽培環境によって決まったものとして議論を進める。

1) 花序の構成

シュクコンカスミソウは対生葉序であり、1節に2枚の葉と二つの腋芽を分化しながら生長する。しかし1次側枝は、上位2~4節を除き、1節に1本ずつしか発生しない。1次、2次、3次側枝では1節に側枝が2本とも発生する場合が多く、シュクコンカスミソウは栄養生長中盛んに分枝する。生殖生長に移ると(実験2第1期の作型で、莖長15~20cm、節数15節のころ)、それぞれのシュートで上位節から下位節へ、低次側枝から高次側枝へと順に莖頂部にユニット(単位花序である岐散花序)が分化し、それぞれのユニットは岐散花序として発達する。したがって開花時の花序構成からみると、シュクコンカスミソウは岐散花序が円錐形に集合した形になっている(第6-1図)。

シュクコンカスミソウは、その種小名 *paniculata* がラテン語で円錐花序を意味することから、円錐花序(panicle)に分類されることが多い(3,53,55)。清水(58)によれば円錐花序とは、複合花序のうち、枝の分枝回数は問わないで、下方の枝が上方の枝よりも長く、花序全体が円錐形になるものをいう。円錐花序という術語は、最初このような定義で用いられたと考えられるが、今日では複総状花序(double raceme)の別名として狭義に使われる場合が多い(30,35,73)。円錐花序の意味は現在では非常にあいまいになっており、円錐形の花序と複総状花序の両方の意味で混用されている(50,51)。

シュクコンカスミソウの植物体は栄養生長中、単軸分枝をしながら求頂的に発達するが、花序のユニットは上から下へと求基的に分化する。ユニットの形成順序を考慮しないで、分枝も含めてみれば、シュクコンカスミソウは岐散花序を構成単位とする異形複合花序としての複総状花序に分類できる。しかし、花序は葉序に対して使われる術語であり、花序を分類するにあたっては、最終的な花の着き方だけでなく、小花が分化、発達し開花する順序も考慮に入れる必要があると考える。この

点からすると、シュクコンカスミソウを花序の分化と発達が求頂的に進む無限花序としての複総状花序に分類するのには問題がある。同様に、複総状花序の別名として使われる円錐花序という表現も、用いる場合は補足説明が必要であると考えられる。シュクコンカスミソウにおけるユニットの分化様相は、短日下のキクで、いくつかの頭状花序が上位節の葉腋に側枝として求基的に形成されていくのと同じであると考えられる。このようなユニットの分化様式に対しては、特定の花序型は対応しない。シュクコンカスミソウの花序はユニットの集合体ではあるが複合花序 (compound inflorescence) とはせず、キクの頭状花序のように単一花序 (simple inflorescence) の岐散花序とし、その集合体と分類するのが妥当であると考えられる。

2) 花序発達の規則性

花序軸の直径とそれより上に発達した小花の最高次数 (第6-3図)、小花数 (第6-4図)、花序の新鮮重 (第6-5図) との間の関係は、同じ岐散花序であるカランコエ (19) においても認められた。また、茎の断面積と小花数との間にも直線関係が認められた (第6-2図)。花序発達の規則性を示すこれらの関係は、茎や花序軸が果たす支持組織および通道組織としての機能から生じるものと考えられる (19)。小花の数や空間配置は、茎の発達程度 (生育の良否) によりある程度まで必然的に決まるものと考えられる。Shinozaki (59) は、樹木の同化部分 (葉) と非同化部分 (幹・枝) は力学的、機能的に一定の関係にあるとし、植物は仮想的な単位パイプからなることを pipe model theory を提唱した。茎や花序軸の太さに応じて小花の数が決まることから、シュクコンカスミソウにおいても、その発達をパイプモデルで理解できると思われる。茎や花序軸の太さという目でとらえやすい形質により、その後の発達や最終的な草姿が予測でき、パイプモデル的な考え方は実際栽培においても有用と思われる。そして、このような花序発達の規則性を見いだすことが本実験の目的であった。

3) 花序発達の可変性

カランコエは花序発達の可変性が小さく、一年を通してその構成はほとんど変化しない (19)。それと違って、シュクコンカスミソウは実験 2 で示されたように花序発達の可変性が非常に大きく、春から夏にかけて、栽培時期により花序構成が顕著に変化した。春季の花序は、分枝次数が低くて小花数の少ない小さなユニットが多く着いた。夏季の花序は第 1 花の着花節位が低下し小花数そのものが減少したが、

分岐次数が高くて小花数の多い大きなユニットが数少なく着く傾向にあった。ユニットの数とユニットの大きさ（発達程度）は相反する形質として季節変動したが、これは、植物体内における同化産物の分配率が温度、日長、日射量により変化するためと考えられる。また花序構成の変化に加えて、茎や花序軸の相対的な強度も栽培条件によりかなり変動することが示された。このようにシュクコンカスミソウは花序発達の可変性が大きいいため、産地や作型あるいは栽培者によって切花品質に格差が生じやすいと思われる。

本実験ではシュクコンカスミソウの花序をユニットの集合体とした。このように、花序に階層性を認めることには大きな利点がある。すなわち、花序全体では認識しにくい小さな変化をユニットの変化としてとらえることができる。現在の主要品種である「ブリストル・フェアリー」は、生態型の異なる多くの系統が選抜され、遺伝的に変異の多いことが指摘されている(10,34)。高品質の切花を生産するためには、今後それぞれの産地が適当な系統を選抜し、その系統にあった栽培方法を検討していく必要があるが、その際ユニットの形質が選抜や栽培の一つの指標になると思われる。

第2節 バス解析による収量解析

シュクコンカスミソウでは、小花数は切花の品質を決める重要な形質の一つである。前節において、花序発達の規則性として茎径が小花数と高い相関関係にあることが示されたが、シュート1本当たりの小花数が、生育の過程でどのようにして決まるのかは明らかではない。そこで、小花数を収量とし、節数、1次側枝数、2次側枝数、およびユニット数を収量構成要素として、バス解析により生育とともにこれらの数が決っていく様相を明らかにしようとした。

1. 材料および方法

実験は木箱（36cm×60cm×深さ18cm）を用いて行った。定植株数と仕立て本数を変えることにより、箱当たりのシュート密度を変え、シュート密度がシュートの生育ならびに小花数に及ぼす影響を解析しようとした。

1990年3月12日、露地越冬した「ブリストル・フェアリー」の親株から挿し木した。4月8日に発根苗を処理区の株数ずつ木箱に定植し、4月11日に5節を残して摘心した。処理区は、定植株数×株当たり仕立て本数で、6×3、8×2、

6×2、4×3、3×4、4×2、6×1、2×2、1×2の9区とした。1区2箱とし、箱は南北方向に縦2列に乱塊法で配置し、南端には周縁効果を除くため番外区の箱をおいた。4月27日、それぞれ所定のシュート密度となるように整枝した。

肥料は、N:P:K=13:13:13の化成肥料を1箱当たり16.6g(100m²当たりNが1kg)ずつ、4月19日と5月19日に与えた。灌水は、必要に応じて箱ごとに行った。

調査は、5月11日から6月1日まで1週間おきに、茎長、節数、茎径を測定した。収穫は、標準的な切り前として、第1花(頂花)が枯死した日に行った。切花調査では、小花数を収量と考え、節数、1次側枝数、2次側枝数、ユニット数を収量構成要素(第6-10図参照)として、それらの総数を数えた。

データはパス解析法を用いて処理した。パス解析はWrightによって考案された因果分析法の一つで(23,75)、社会科学をはじめ、畜産学における遺伝率の解析、園芸学、作物学における収量解析などに用いられている(29,46)。パス解析では、変数間の相関の大きさを直接あるいは間接の因果連鎖に分解し、その相対的な効果の大きさを比較することができる(23)。本実験では、このパス解析法を用いて、収量構成要素を大きさの順に並べた場合、それらがどのような因果的効果を及ぼしながら最終的な小花数に至るのかを明らかにしようとした。

2. 結果および考察

1) シュートの生育に及ぼすシュート密度の影響

シュートの生育は密度の影響を大きく受けた(第6-2表)。切花重、茎径、1次側枝数、2次側枝数、ユニット数、小花数は、箱当たりのシュート密度が高くなるにつれ値が小さくなる傾向があった。しかし、1箱当たりで比較すると、低密度の1×2区、2×2区、6×1区を除き、総切花重、総小花数はほぼ等しくなった。篠崎と吉良はダイズなどを用いて植物個体群の密度効果の研究を行い、栽植密度により平均個体重などが変化するが、最終収量は密度に関係なく一定となることを報告している(24)。これは最終収量一定の法則と呼ばれている。本実験の結果からシュクコンカスミソウでも同法則があてはまり、単位面積当たりでみるとある値を上限として、シュート密度に応じてシュートの生体重や小花数が決まるのではないかと考えられる。本実験で使用した木箱の面積(0.22m²)から推定すると、1m²当たりの生体重の上限は4,500~5,000g、小花数の上限は181,000~190,000個である。本実験

の4×2区以上の密度区ではシュート密度が上限に達しており、このような場合、シュートの生体重と小花数は、上限値÷シュート数となる。6×1区以下の密度区は上限にまで達しておらず、ボリューム感のある高品質の切花が得られた。実際栽培の栽植密度は本実験の1×2区、2×2区に近い。これは市場の要求に応え、高品質の切花を生産するためと考えられるが、本実験の結果より、収量という観点からみると単位面積当たりの生産性はかなり低いといえる。将来、流通機構の変化によって出荷基準が多様化し、枝切りした花も出荷が可能となれば、栽植密度は現在よりも少し高めてよいのではないかと考えられる。

仕立て本数は、シュート密度に比べると影響は小さかった。ただ、4本仕立て区(3×4区)の切花は同じ密度の他の区(6×2、4×3区)に比べ、節数が多く、側枝が少なく、小花も少なかった。逆に、1本仕立て区は節数が少なく、相対的に側枝や小花数が多かった。

第6-2表. シュート密度が切花形質に及ぼす影響

シュート 密度	切花重(g)	茎径(mm)	節数	一次側枝数	二次側枝数
6×3	61.2±3.8	5.45±0.11	26.1±0.3	18.6±0.3	92.5±3.7
8×2	70.2±7.4	5.9±0.16	26.2±0.4	18.2±0.7	90.5±8.3
6×2	88.5±7.8	6.03±0.14	25.4±0.3	19.7±0.3	112.9±5.8
4×3	89.6±5.8	6.05±0.12	26.2±0.3	18.5±0.4	113.5±4.7
3×4	84.0±8.1	5.63±0.18	26.8±0.3	17.8±0.6	91.5±8.7
4×2	125.6±8.8	6.60±0.15	25.6±0.3	20.5±0.5	133.5±6.0
6×1	165.5±8.7	6.94±0.18	24.5±0.5	22.2±0.5	150.8±6.4
2×2	217.6±18.1	7.82±0.24	25.5±0.3	21.1±0.4	161.0±6.3
1×2	273.0±7.3	8.41±0.11	25.0±0.6	21.0±0.7	176.0±1.6

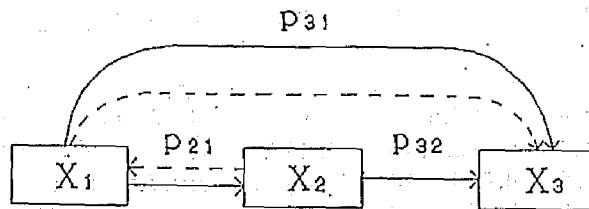
シュート 密度	ユニット数	小花数	一箱当たり 総切花重(g)	一箱当たり 総小花数
6×3	329.8±22.0	2325.2±215.1	1101.4	41853.5
8×2	330.6±39.6	2544.7±369.6	1123.4	40714.5
6×2	448.4±34.5	3450.8±411.5	1061.7	41410.0
4×3	468.3±30.9	3440.7±300.1	1075.6	41288.5
3×4	368.8±42.6	2931.5±378.3	1008.5	35177.5
4×2	585.5±42.8	4971.5±416.7	1004.7	39772.0
6×1	689.1±44.5	5847.8±433.9	993.0	35087.0
2×2	872.8±66.5	7670.6±792.7	870.4	30682.5
1×2	952.5±24.9	10086.7±336.2	545.9	20173.5

シュート密度：定植株数×株当たりの仕立て本数

2) 収量構成要素のパス解析

節数、1次側枝数、2次側枝数、ユニット数、小花数は、生長とともに栽培環境の影響を受けながら、この順に数が決っていく。そこで、莖径を外生変数、これらの収量構成要素を内生変数として、完全逐次モデルでパス係数を推定した。

パス解析法では、相関係数を直接効果、間接効果、疑似相関に分解できる(23)。第6-7図に相関係数とパス係数との間の関係を示した。 p_{21} 、 p_{32} 、 p_{31} がパス係数であり、それぞれ X_1 から X_2 、 X_2 から X_3 、 X_1 から X_3 への直接効果を示している。間接効果とは、図で X_1 が X_2 を介して X_3 に及ぼす効果のことであり、 $p_{21} \times p_{32}$ で表される。疑似相関とは、矢印に逆行したパスをたどって X_2 が X_3 に及ぼす効果のことであり、同じくパス係数を用いて $p_{21} p_{31}$ と表される。したがって、 X_1 と X_3 との間の相関係数 r_{13} は $p_{31} + p_{21} \times p_{32}$ 、 X_2 と X_3 との間の相関係数 r_{23} は $p_{32} + p_{21} \times p_{31}$ となる。パス係数は+であれば正の、-であれば負の効果を示し、絶対値が大きいほど強い影響を及ぼすことを意味する。



相関係数 = 直接効果 + 間接効果 + 疑似相関

直接効果： p_{21} 、 p_{32} 、 p_{31}

間接効果： $p_{21} \times p_{32}$

(X_1 が X_2 を介して X_3 に及ぼす効果)

疑似相関： $p_{21} \times p_{31}$

(矢印に逆行したパスをたどって X_2 が X_3 に及ぼす効果)

X_1 と X_3 との相関係数 $r_{13} = p_{31} + p_{21} \times p_{32}$

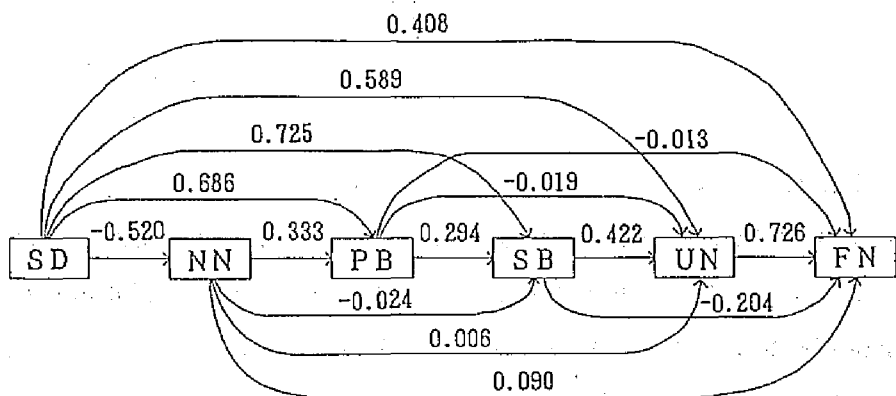
X_2 と X_3 との相関係数 $r_{23} = p_{32} + p_{21} \times p_{31}$

第6-7図. 相関係数とパス係数との間の関係

シュクコンカスミソウ切花における各形質の相関係数を第6-3表に、パス解析の結果を第6-8図に示した。節数、1次側枝数、2次側枝数、ユニット数、小花数に対する茎径のパス係数は、それぞれ-0.520、0.686、0.725、0.589、0.408となり、収量構成要素のいずれにも茎径が直接的に強く影響することが示された。茎径と小花数との間の相関係数は0.985であり、間接的な影響を含めると、茎径が小花数に強く影響することがわかる。茎径と節数とのパス係数（この場合は相関係数に等しい）はマイナスであり、これは茎が太くなるほど節数が少なくなり、花芽分化が早く起こることを示唆している。また、小花数に対するパス係数は、ユニット数がプラスで、1次側枝数、2次側枝数はマイナスとなった。これは、ユニット数は多いほど小花数が増えるが、側枝が多くなりすぎるとかえって小花数が減少することを示している。パス解析の結果から、単位面積当たりの生産性を高くし、小花の多い切花を得るためには、栽植密度や整枝により、栽培全期を通じての茎径の制御が重要であると考えられる。

第6-3表. 切花形質の相関

	茎径	節数	一次側枝数	二次側枝数	ユニット数	小花数
茎径	—	-0.520	0.513	0.888	0.951	0.958
節数	-0.520	—	-0.024	-0.408	-0.472	-0.562
一次側枝数	0.513	-0.024	—	0.666	0.564	0.472
二次側枝数	0.888	-0.408	0.666	—	0.930	0.862
ユニット数	0.951	-0.472	0.564	0.930	—	0.960
小花数	0.958	-0.562	0.472	0.862	0.960	—

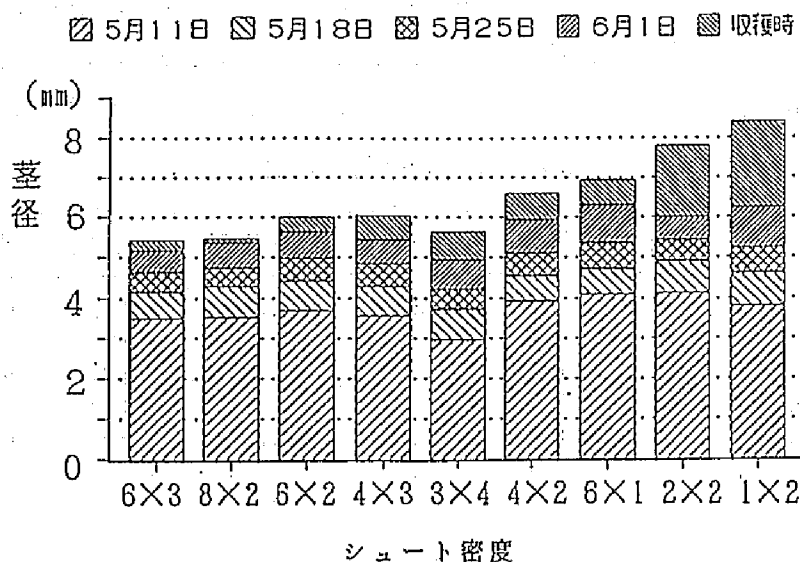


SD:茎径 NN:節数 PB:1次側枝数 SB:2次側枝数 UN:ユニット数 FN:小花数

第6-8図. 収量構成要素のパス解析

3) 茎径の経時変化

収量に關与する重要な形態的パラメータとして、茎径の変化を経時的に調査した(第6-9図)。シュートの茎径は、栄養生長の間、株当たりの仕立て本数の影響を受けた。摘心後1か月にあたる5月11日の茎長は3~5 cm、節数は6~7節であった。茎径は仕立て本数の少ないものほど太くなる傾向があった。しかし、花芽分化後、株が繁茂するようになると、茎径には徐々にシュート密度の影響の方がつよく現れた。発蕾(6月上旬)から開花(6月下旬)に至るまでの間に、低密度区では茎径が著しく大きくなった。最終的な切花では、茎径には密度の影響が強く残り、仕立て本数の影響は4本仕立て区(3×4区)を除き小さかった。シュクコンカスミソウの茎の肥大には茎葉繁茂による相互遮蔽が強く影響するのではないかと考えられる。



第6-9図. シュート密度が茎径の経時変化に及ぼす影響

4) 生育と開花

前節で述べたように、シュクコンカスミソウの生長と開花は単純なpipe modelで理解できる。1個の花に対して1本の単位パイプが対応し、茎は花の数に等しい本数だけ単位パイプが集まったものとみなすことができる。

主茎、側枝はいずれもその太さで発達程度が左右され、太いものほど分枝が多く、たくさんのユニットをつける。同様に、ユニットも花序軸が太ければたくさんの小花をつける。ユニットや小花をつけられる太さに達しない側枝やユニットは開

花に至らない。

シュクコンカスミソウの花序は、第6-10図のように、上位の節に花序軸が太くて小花数の多いユニットがつく。中位節では、1次側枝は太くて長く、多くのユニットをつけるが、ユニットの大きさは上位節に比べると小さい。下位節では、1次側枝は細くて発達が悪く、2次側枝、3次側枝、ユニットはブラインドとなるものが多い。このように、上位節ほど発達のよい大きなユニットが着生するのは、シュクコンカスミソウのユニットの分化が上から下へ求基的にすすむためと考えられる。中位～下位節のユニットは、同化産物の競合や相互遮蔽により、発達が制限されるのではないかと考えられる。シュクコンカスミソウでは、シュート密度が上限を超えると、単位面積当たりの生体重と小花数が一定になった。これは、シュート密度が高くなると、相互遮蔽の程度が大きくなり、細い不開花の側枝やユニットが相対的に多くなるためと考えられる。

第3節 サイトカイニン散布処理による花序発達の制御

シュクコンカスミソウは対生で、各節位に2枚の葉と二つの腋芽を分化しながら発達する。上位の3～4節では、腋芽は両方とも発達し、開花側枝となる。しかし、それ以下の節位では、腋芽は片方しか発達せず、開花側枝は1節に1本ずつとなる。本節では、切花品質の向上を目的に、側枝の発達促進効果のあるベンジルアデニン(BA)(11,25)により花序発達の制御を試みた。

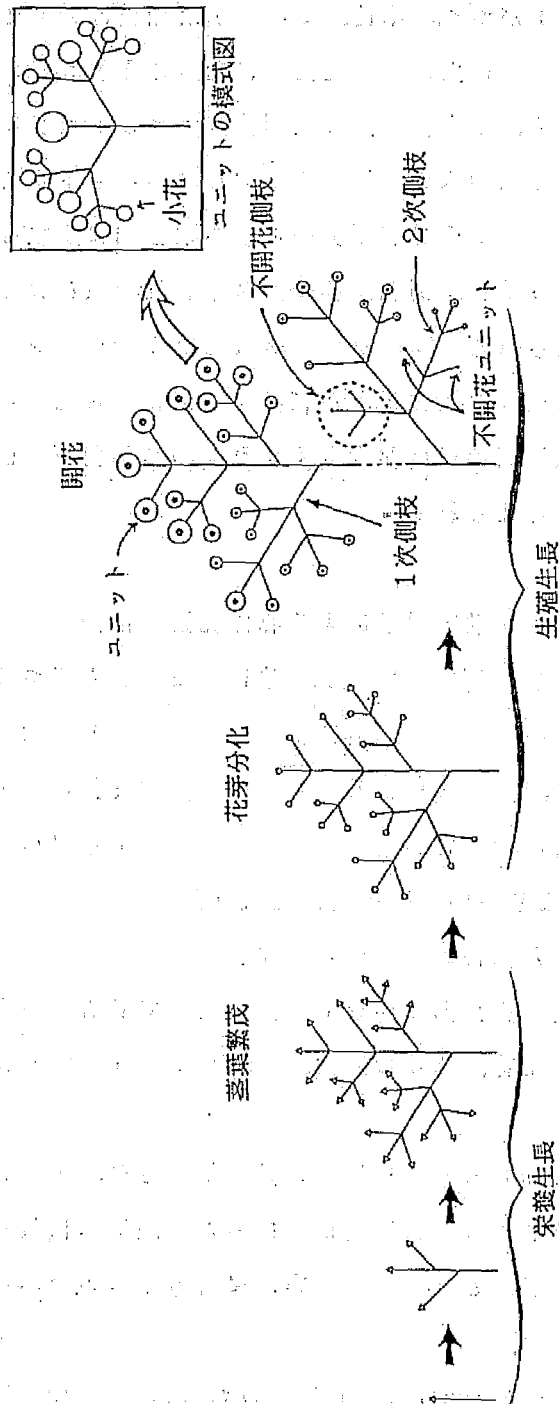
1. BAの散布時期が側枝の発生に及ぼす影響

栄養生長期から生殖生長期にかけて時期を変えてBAを散布し、散布時期がシュクコンカスミソウの生育、側枝の発生、開花に及ぼす影響を調査した。

1) 材料および方法

1986年3月に挿し木した成株を戸外で越冬させ、1987年2月5日に、夜温を8℃以上に維持したガラス室内に定植した。栽培は慣行法に準じて行った。最初は株当たり5本仕立てとし、BA散布時にそのうちの2本を花芽分化の観察用にサンプリングした。

BAは、濃度100ppmでTween20を0.1% (v/v) 加えて葉面散布した。散布開始日は、3月7日(処理1)、14日(処理2)、21日(処理3)、28日(処理4)、4月4日(処理5)とし、いずれも1週間おきに2回ずつ散布した。



第6-10図. 生育と開花

調査は、1区6株18シュートで、BA散布時の莖長と節数、定植からの到花日数、収穫時の上位10節の側枝数と小花数を調べた。

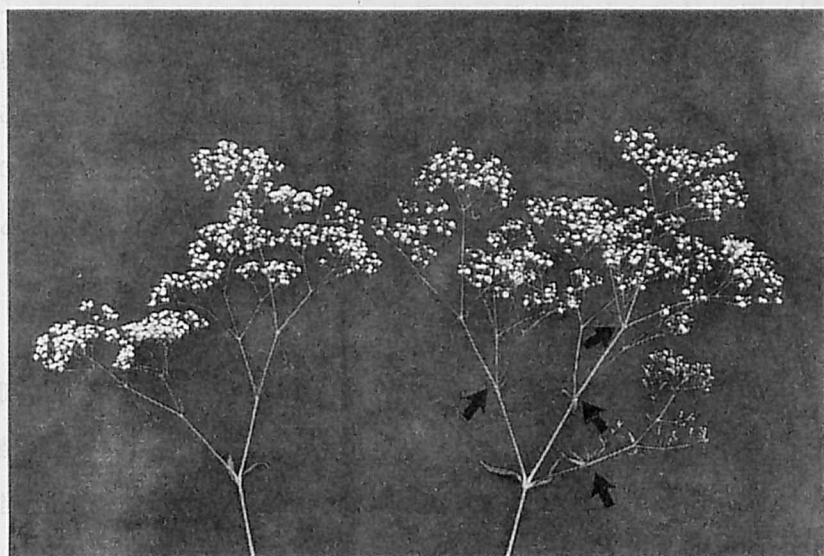
2) 結果および考察

BAは、無散布では発生してこない第6節以下の2本目の側枝の発達を促進した(第6-4表)。BA散布により発生した側枝は、やや弱勢で、初期の発達は遅かったが、強勢な側枝に比べ開花は遅れなかった(第6-11図)。別に行った散布濃度と散布回数の実験結果も含め、BA散布処理の影響について要因別にまとめると以下のようである。

第6-4表. BA散布処理が側枝の発生および開花に及ぼす影響

処理区	散布開始日		散布開始時	散布開始時	z	y	側 枝 数										
			の節数	の莖長(cm)			到花日数	総小花数	節位	1	2	3	4	5	6	7	8
無処理	———		———	———	92.6	a	3543.2	2.0	2.1	2.1	1.9	1.5	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0
処理 1	3月	7日	8.6	4.2	93.6	a	2835.1	2.0	2.1	2.1	2.0	1.9	1.9	1.8	1.7	1.7	1.5
処理 2	3月	14日	9.3	7.3	96.7	b	2230.9	2.1	2.1	2.1	2.1	1.9	1.8	1.6	1.4	1.2	1.2
処理 3	3月	21日	13.1	13.3	98.1	bc	1788.9	1.9	2.2	2.1	2.1	1.6	1.4	1.1	1.1	1.0	1.0
処理 4	3月	28日	16.1	20.6	98.7	c	———	2.0	2.0	2.0	1.9	1.5	1.2	1.0	1.0	1.0	1.0
処理 5	4月	4日	18.6	32.1	100.2	d	———	2.0	2.0	2.0	1.4	1.1	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0

z: 定植日から開花日までの日数(異なる文字に5%で有意差あり) y: 上位10節の総小花数



第6-11図. BA散布処理が側枝の発生に及ぼす影響
(左: 無処理区、右: 処理1区)

(1) 生育に対する影響

B A を散布すると、数日間は萎れ、生育が遅れた。これは、B A により根の発達、活動が抑制されたためと考えられる(33)。また、シュートは矮小化し、淡緑色になった。しかし、散布を終了すると生育は元に戻り、散布時期の遅かった処理 4、処理 5 を除き、開花時には B A 散布のそのような影響は残らなかった。

(2) 開花に対する影響

B A の散布時期が遅くなるにつれ、到花日数が多く、上位 10 節の総小花数が減少した(第 8-4 表)。B A は小花原基の分化・発達を抑制するのではないかと考えられる。

(3) B A 散布時期

本実験の花芽分化時期は、顕微鏡観察により外観で 12 節前後と推定された。したがって、処理 1、処理 2 は花芽分化前、すなわち栄養生長期における散布であり、処理 3、処理 4、処理 5 は花芽分化後、すなわち生殖生長に入った後の散布であった。

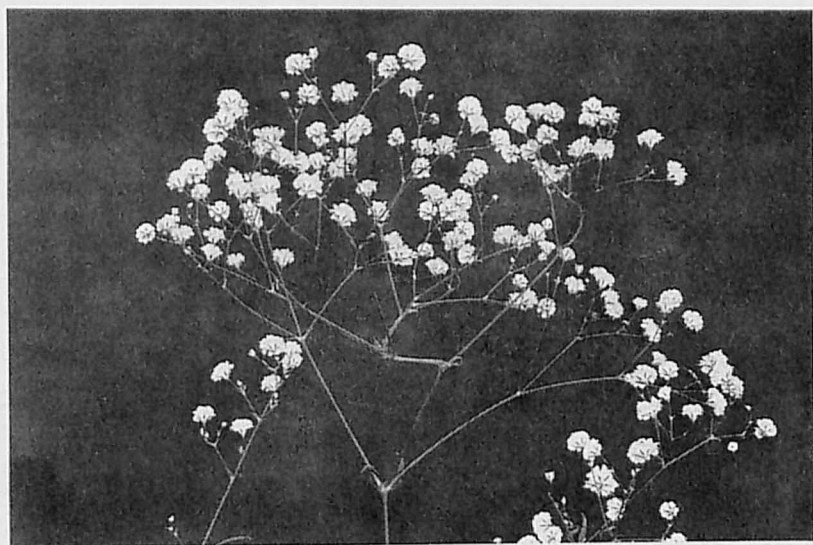
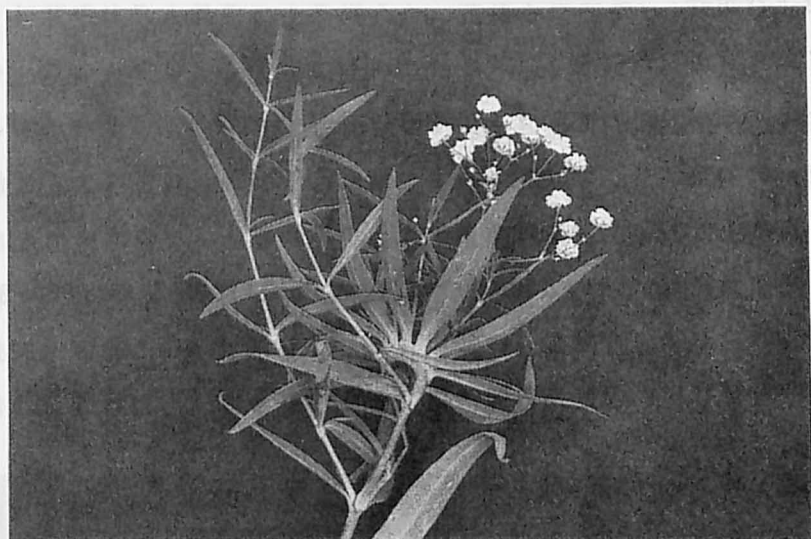
中位節の側枝の発生は処理 1 で最もよく、散布時期が遅くなるにつれ、側枝が 2 本とも発生する節位が上昇した。シュクコンカスミソウでは、目で見える最上位節よりさらに 10 節先まで葉の分化がすすんでおり、側芽の分化はそれより遅れる。処理 1 は、第 6 節から第 10 節の側芽がちょうど分化する時期に相当していた。この結果から、側芽の分化時期に B A を散布するとその側芽の生長が促進されると思われる。一方、花芽分化後の散布では、逆に 1 次側枝の発生が抑制される傾向があり、また個々の小花がいわゆる「だんご花」のように大型化した。以上のことから、B A の散布は花芽分化前の処理 1 の時期を目安に行うのがよく、遅くとも花芽分化までには散布を終わる必要があると思われる。

(4) B A 散布回数

キクに 5 日間隔で B A を散布した実験では、B A の植物体内の残効期間は 5 日程度と推定された(17)。比較的残効期間が短いことから、2 本とも側枝の発生する節位を多くするためには 2 回散布するのがよいと思われたが、1 回でも適当な時期に散布すると十分な結果が得られた。別に連続散布区も設けて実験したが、散布回数が多くなると生育が著しく抑制された。

(5) B A 散布濃度

100ppmでは、茎がねじれるなどの奇形が発生することがあった（第6-12図）。別の実験で、濃度は50ppmがよいと思われた。



第6-12図. 100ppmのB A 散布処理により発生した奇形

2. BA散布処理が花序の構成に及ぼす影響

BA散布処理(1)

前項の実験において、栄養生長期におけるBAの散布処理が1次側枝の発生促進に有効であることが示された。本項では、2次側枝やユニットについても調査を行い、BAがシュクコンカスミソウ花序の構成にどのような影響を及ぼすかを詳しく調査した。

1) 材料および方法

1987年8月12日に挿し木し、ポリポットで育苗した後、9月29日に露地に定植、そのまま越冬させた。1988年3月1日に露地より掘り上げ、36cm×60cm×深さ18cmの木箱に6株ずつ定植した。株は、2本仕立てとした後、過繁茂を避けるため、下位10節の側枝を取り除いた。

BAは、散布濃度が50ppmと100ppmの2区、散布時期が花芽分化前(3月20日散布開始)と花芽分化後(3月30日散布開始)の2区で、組み合わせて計4区の処理とした。散布はいずれも10日間隔で2回ずつ行った。実験は1区2箱24シュートで行った。

調査は、シュートについて、発蕾日、開花日、莖長、節数、1次側枝数、2次側枝数、切花重、総小花数、それぞれのユニットについて、新鮮重、花序軸の直径、小花数、発達した小花の最高次数を調べた。

2) 結果および考察

(1) シュートの生育と開花に及ぼす影響

BAの散布効果は安定しており、前項とほぼ同様の結果が得られた(第6-5表)。

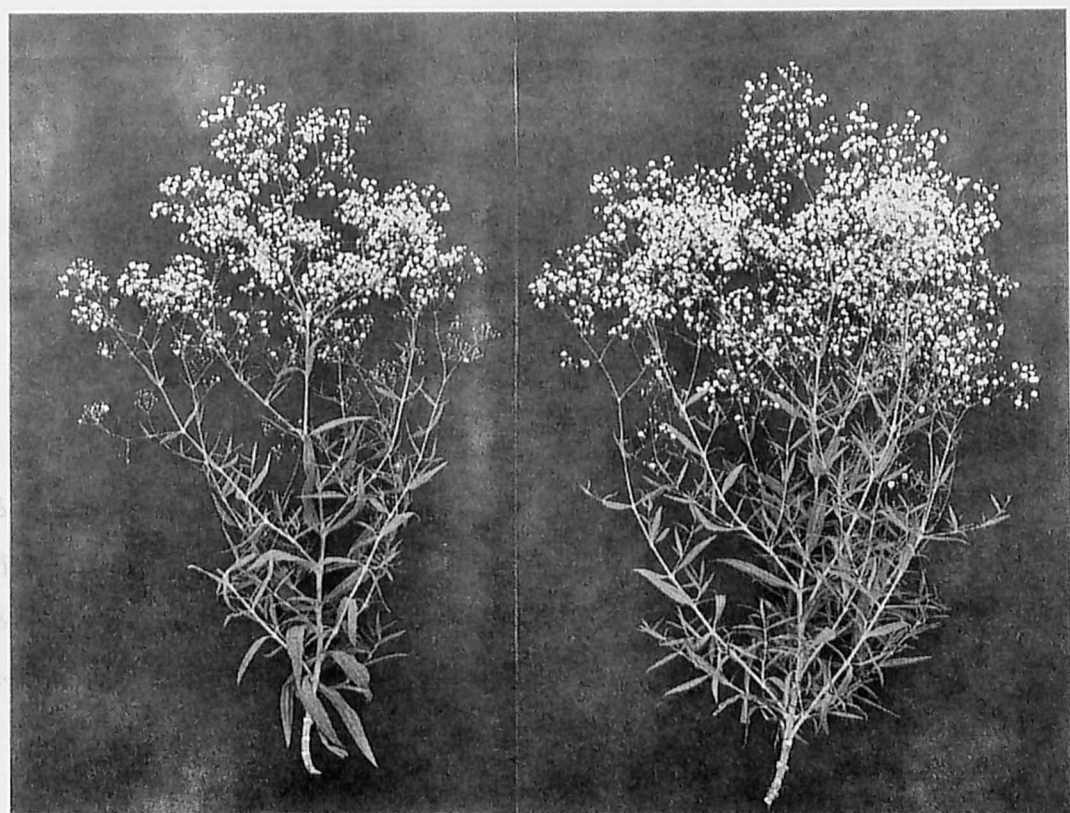
第6-5表. BA散布処理による切花形質の変化

処理区	到花日数	切花重	莖長 (cm)	節数	小花数	側枝数	
		(g)				(1次)	(2次)
無処理区	77.5	105.2	90.3	25.7	3208.7	21.5	135.1
前期50ppm区	80.2	122.8	87.4	24.7	3433.5	26.4	178.9
前期100ppm区	81.9	114.2	87.2	24.7	3053.5	26.6	191.5
後期50ppm区	79.1	106.5	88.0	24.9	2325.3	22.9	160.2
後期100ppm区	82.7	112.8	90.0	24.2	2332.6	22.0	151.5

BA 散布により、発蕾、開花がやや遅れた。散布濃度が高い区ほどこの傾向が強かったが、発蕾から開花までの日数には差がなかった。発蕾と開花の遅れは、BA 散布直後に一時的に生育が遅れたためと考えられる。

茎長は、花芽分化前に BA を散布すると短くなる傾向があった。節数は BA 散布区で少なくなったが、個体差が大きく、BA の節数に対する直接的な影響はわからなかった。切花重は BA 処理により増えた。茎長や切花重に対するこのような BA の影響はキクほか多くの植物で観察されている。

側枝は、1 次側枝だけでなく 2 次側枝数についても、BA により発生が促進された。側枝数は花芽分化前に散布した区の方が多くなった。これは、前項で考察したように、BA の散布時に分化中であった側芽の発達が促進されるため、花芽分化後では散布が遅すぎると考えられる。2 次側枝の発生は切花のボリューム増大に効果的であった（第 6-13 図）。



第 6-13 図. BA の側枝発生促進効果（左：無処理、右：花芽分化前 BA 50ppm 散布）

小花数は、個体のバラツキが大きく、有意差までは認められなかったが、前期50ppm区で増える傾向にあった。一方、後期散布区は濃度に関係なく小花数が減少した。

(2) ユニットの発達と開花に及ぼす影響

個々のユニットの発達は、BA処理により抑制された(第6-6表)。ユニットはBAにより発達次数が低下し、新鮮重、小花数が減少した。特に後期散布区で著しかった。データには示していないが、ユニットの数はBAにより増えた。花序の構成からみると、BAは小花の少ない小さなユニットをたくさん着生させた。

第6-6表. BA散布処理によるユニットの形質の変化

処理区	新鮮重 (g)	軸直径 (mm)	小花数	分岐次数
無処理区	0.22	0.78	21.9	4.8
前期 50ppm区	0.17	0.78	15.2	4.2
前期100ppm区	0.19	0.83	15.9	4.2
後期 50ppm区	0.15	0.73	11.8	3.9
後期100ppm区	0.16	0.83	12.8	3.9

(3) 花序の発達特性とBAの有用性

シュクコンカスミソウの小花数は、ユニットの数とユニットの大きさで決まると考えられる。すなわち、小花数15の小さなユニットが200個着生しても、小花数30個の大きなユニットが100個着生しても切花の総小花数は3,000個となる。ユニットの数と大きさは、栽培環境で変動することが第1節で明らかとなったが、BAの葉面散布によっても変動することが本節で示された。

シュクコンカスミソウは、その開花特性として、全小花が同時には開花しない。実際栽培では8~9分咲きを切り前として収穫されるが、小花の寿命は短く、収穫が遅れると小花が褐変し、切花品質を著しく低下させる。

小花の開花が揃わないもっとも大きな原因は、ユニットが岐散花序であり、開花が1次から高次へと順にすすむことにある。ユニットが発達を続けて次数が高くなると、1次的小花が開花しても高次の花は蕾の状態にある。高次の花に収穫を合わせると、1次の花はすでに枯死して褐変している。シュクコンカスミソウでは、ユニットが高次まで発達すると開花が揃いにくく、逆に、総小花数は同じでも、ユニットが小さければ開花は揃いやすい。

以上のような花序の発達特性から、高品質の切花を得るためには、ユニットの数と大きさの制御が必要であると思われる。その点、BAは非常に有用である。花芽分化前に葉面散布するだけで、側枝が増えてユニットが増し、それぞれのユニットは発達が抑えられて小さくなる。50ppmでは極端な小花数の減少もなく、切花品質は向上する。散布はまだ株が小さな時期（本実験では、茎長約5cm、節数8前後の株、第6-14図）に行うため、薬液も労力も少なくすむ。収穫期にはBAの悪影響は全く残らないことから、花序の品質改善にBAが利用できると思われる。



第6-14図. BA散布適期の株（左側のシュートが散布適期。右側のシュートは生育がややすすんでいる。）

第4節 シュクコンカスミソウ花序の構成と発達特性（要約）

シュクコンカスミソウは、その種小名 *paniculata* の意味からこれまで円錐花序に分類されることが多かったが、花序におけるユニットおよび小花の分化、発達順序から、岐散花序に分類するのが妥当であると考えられた。すなわち、シュクコンカスミソウの花序は単一の岐散花序の集合体とみなすのがよいと考えられた。

花序の発達は非常に規則的であった。シュートレベルでみると、主茎、側枝とも、小花数と茎の断面積との間に高い相関関係があった。ユニットレベルでは、発達した小花の最高次数、小花数、新鮮重と花序軸の直径との間に高い相関関係があった。小花数を収量とし、節数、1次側枝数、2次側枝数、およびユニット数を収量構成要素、茎径を外生変数として、これら収量構成要素のパス解析を行ったところ、いずれの要素にも茎径が強く関与していることが明らかとなった。栽培全期を通して茎径が太くなるように管理することが、小花数の多い切花を得るために重要であることが示唆された。

シュクコンカスミソウは花序発達の可変性が大きく、栽培時期により花序の構成が大きく変動した。春から夏にかけて定植時期が遅くなるほど、到花日数が少なく低節位で花芽分化し、茎長が短く、生重が小さく、側枝および小花が少なくなった。一方ユニットは、定植時期が遅くなるにつれ、花序軸が太く、生重が大きく、小花の発達次数が高く、小花数が多くなった。ユニットの数と大きさは相反する形質として季節変動した。

花序発達は、花芽分化前の B A 散布処理により人為的に制御することができた。50ppm の濃度で葉面散布することにより、1次側枝、2次側枝が増え、花序のボリュームが増した。また、ユニットの発達次数が下がり、開花期の揃った花序を生産することが可能であった。

第7章 岐散花序の発達モデル化

第2章から第6章にわたり、供試材料ごとに花序の構成と発達を調べてきた。本章では、それらの観察結果をもとに、岐散花序の発達過程をモデル化し、種により花序の形状や構成が異なる原因を理論的に考察した。

第1節 種による花序発達の特異性と可変性

すべての岐散花序が規則的に発達するなら、その発達モデルは単純な回帰式で表せる。しかし実際には、花序の発達過程で種の特徴的な発達特性がはたらくため、現象としての花序発達は非常に複雑で、単純な数式では記述できないと考えられる。以下に花序の構成を複雑にする発達特性についていくつか考察してみた。

1. 同化産物の花序への分配量

前章までに考察したように、同化産物の競合が小花のアポーションの最も大きな原因と考えられる。したがって、花序であれ、栄養器官であれ、1株のなかで同時に競合するシンクの数が多くなるほど、花序において小花のアポーションは不規則に起こりやすくなる。

同化産物の分配様相は花序が頂生であるか腋生であるかによりかなり異なる。花序が頂生する種類は、一季咲き性で一定の栄養生長を経てから生殖生長に転換するものに多い。本論文の供試植物ではポインセチア、カランコエ、シュクコンカスミソウがこのタイプに相当する。このような種においては、栄養生長中の株の生長程度が花序の発達に影響し、同化産物の競合は主として同一個体内の花序間で起こる。よって、花序の発達と構成には同時に発達する1株当りの花序数が主に影響する。一方、花序が腋生するものは、四季咲き性で栄養生長と生殖生長が並行して進む種類に多い。供試植物ではベゴニア・センパフローレンスとベゴニア・ルツェルナがこのタイプに相当する。これらの種では、花序の発達は株の繁茂程度、すなわち分枝の数に影響される。供試植物ごとに花序の発達様相を同化産物との関係でもう少し詳しく述べると以下のようなものである。

1) ベゴニア・センパフローレンス

低節位の栄養芽が次々と新しい側枝を分化しながら発達する。側枝はいったん花序を着けると、それより上位の節の腋芽はすべて花序になる。したがって生長とと

もにシンクの数が増えていく。また生長が非常に速く、夏季では3ないし5日で1枚展葉し、1節に新たな花序を一つ分化する。競合するシンクの数が多いうえに生長が速いことから、植物体内では相当激しい同化産物の奪い合いが生じていると考えられる。ペゴニア・センパフローレンスでは小花のアボーシオンは不規則に起こりやすく、最終的な花序の構成は変化に富んでいた。

2) ペゴニア・ルツェルナ

同じペゴニア属でありながらペゴニア・センパフローレンスとは異なり、すべての腋芽が花序になるわけではなく、栄養芽となり側枝として発達する場合もある。腋芽が花序となるか栄養芽となるかは不規則で、植物体内の栄養条件により決まると考えられる。生長は遅く、同時に発達する花序も少ない。花序は岐散型分岐が安定し、小花数の変動も比較的少ない。

3) ボインセチア

茎の上部の各葉腋に形成される単位複合花序は形態的には同等であるにもかかわらず、上位の三つが強勢に発達する。平均的な株において、上位三つの単位複合花序は3～4次まで岐散型分岐を繰り返した後、互散型分岐を続けた。巨大な包葉が同化産物のソースとしてはたらくためか、花序発達に必要な短日条件が続く限り、花序の発達も続いた(第4-18図)。他の岐散花序はある回数になると発達を完全に停止することから、ボインセチアの花序の無限性は種として非常に特徴的であるといえる。

4) カランコエ

放任栽培した一年生のカランコエは数個の花序を形成する。植物体内の同化産物の分配が比較的安定しているためか、各花序の構成は比較的安定している。小花のアボーシオンも非常に規則的である。

5) シュクコンカスミソウ

平均的なシュートで400～600のユニットを着生する。ユニットの分化発達は頂部から下位節へと求基的に進む。上位節に着生するユニットは、初期の比較的同化産物の競合が少ないときに発達するため、それぞれが強勢で、小花数の多いものとなった。一方、中～下位節に着生するユニットは、弱勢で発達次数の低い、小花数の少ないものであった。多くのユニットが同時に発達するため、植物体内ではかなり激しい同化産物の競合が起こっていると考えられる。

2. 性表現

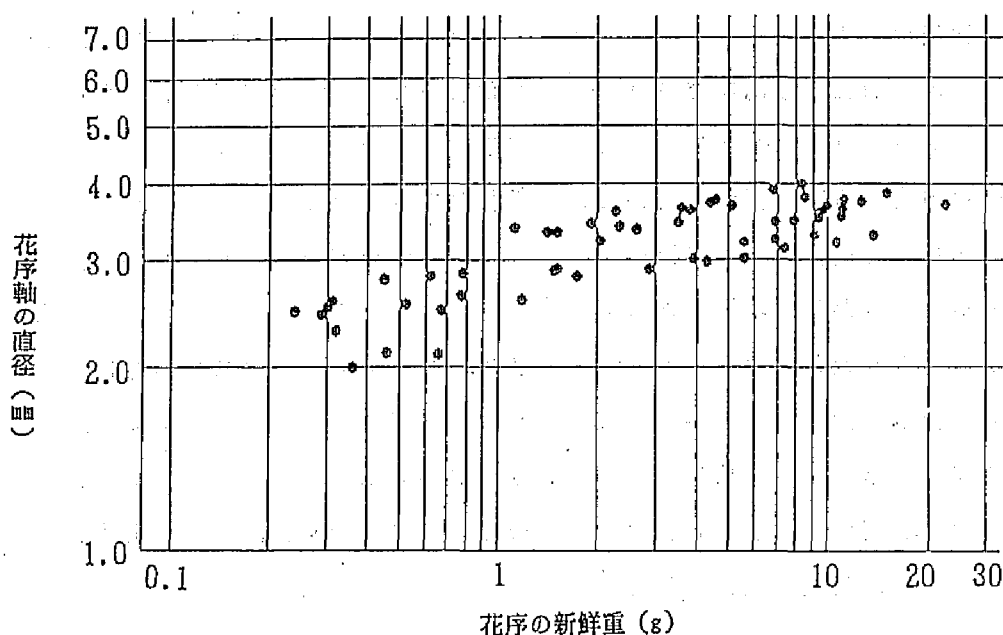
ペゴニア類は雌雄同株であり、雄花と雌花からなる岐散花序を形成する。ペゴニア・センパフローレンスにおいては、花序は雄花のアボーションと雌花の分化により発達が進む。本実験の結果では、雄花のアボーションには同化産物量が、雌花の分化には外的要因として温度（特に夜温）が、内的要因として同化産物量が関係していた。ほかに環境要因として、土壌の養分(42)と強光(39,49)が雌花の分化を促進することが報告されている。ペゴニア・センパフローレンスの花序は栽培条件により、分岐次数、小花数が大きく変動した。ペゴニア・ルツェルナでは、発達途中の雄花のアボーションはほとんど観察されなかった。したがって岐散型分岐は安定しており、花序の構成としては雌花の分化次数が変動した。雌花の分化は、減光処理の結果、同化産物量により変動することが観察された。

3. 花序の着生方向

花序の発達をモデル化するには、花序のさまざまな部位や器官の形態的・機能的な連関を明らかにしておく必要がある。岐散花序の小花の分化発達は細くて長い花序軸の先端で起こることから、花序の発達に対して花序軸が機能的に重要な役割を果たしていることが推測される。花序軸の支持機能に着目して調査を行ったところ、上に向いて花序が発達するカランコエとシュクコンカスミソウでは、分化した小花の最高次数、小花数、新鮮重は、花序軸の直径と非常に高い相関関係が認められた（第5-3、5-4、5-5、6-3、6-4、6-5図）。これらの種では、花序軸の直径をパラメータとする発達モデルが考えられる。しかし、花序が垂れ下がり、下に向かって発達するペゴニア・ルツェルナでは、花序軸の直径と雌花数の間には比較的高い相関関係（ $r=0.84$ ）が認められたが、花序軸の直径と新鮮重の間には一定の関係が認められなかった（第7-1図）。重力に抗して花序を支持する必要のないペゴニア・ルツェルナでは、花序軸の支持機能は発達しないと考えられる。

4. 花序軸の分岐角度

花序のキャノピーの最終的な形状は、花序軸が岐散型分岐によって2分岐するときの分岐角度と長さによって決まる（第7-2図）。Murray(66)は、人の動脈がエネルギー最小の理想的な分岐をすると仮定すれば、動脈の半径と分岐角の間には第7-3図のような関係が成り立つことを報告している。この関係式は、動脈が非対称に分岐する場合、分岐角の小さい方の動脈が大きい方に比べて太くなることを示している。



第7-1図. ベゴニア・ルツェルナの花序の新鮮重と花序軸の直径との間の関係

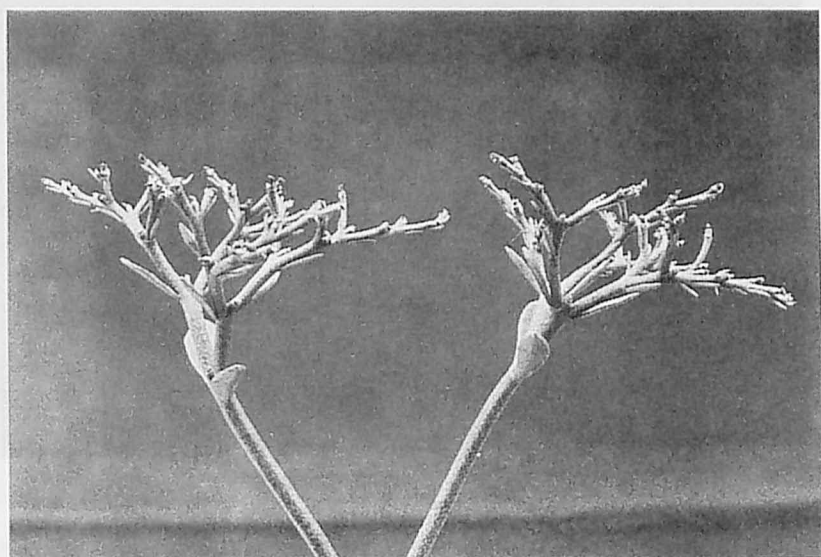
対称分岐の場合は2本の動脈は同じ太さになる。同じように2分岐する花序軸においても同様の関係が成り立つのではないかと考え、カランコエとシュクコンカスミソウについて調査を行った。関係式を成立させる厳密な数値解まではえられなかったが、調査したそれぞれ30サンプルについて、対称分岐の場合は花序軸は同じ太さに、非対称分岐の場合には分岐角の小さい花序軸の方が大きい花序軸に比べ太くなっていた（第7-4図）。花序軸の太さによりその軸に着生する小花数が変わるため、花序軸の分岐角度により小花の空間配置すなわち花序の構成が変わることになる。

5. 小花の大きさの変異性

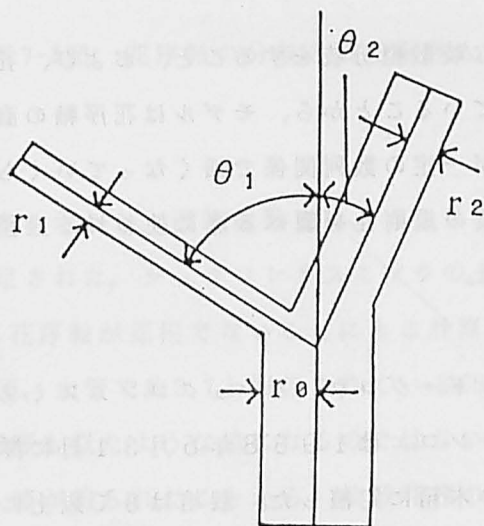
かたちが同じで大きさの異なる生長、いわゆる相対生長 (allometry) は花序の発達をモデル化するうえで最も難しい問題といえる。花序軸の太さをパラメータとしたモデルを考える場合、花序軸の太さが同じでも、小花の大きさの変異性により、大きな小花が少なく、あるいは小さな小花が多く着く場合が考えられる。

供試材料のベゴニア・ルツェルナ、ポインセチア、カランコエに対して黒色寒冷紗による減光処理を行ったところ、これら3種の同化産物に対する反応はそれぞれ異なった。同化産物が相対的に減少する状況下で、ベゴニア・ルツェルナは相対的に小さな小花を着けながら岐散型分岐を続け、カランコエは小花の大きさを変えず、

小花をアポートさせながら互散型分岐を続けた。ペゴニア・ルツェルナは小花の大きさの可変性が大きく、カランコエは小さいといえる。ポインセチアは両者の中間的な発達をした。

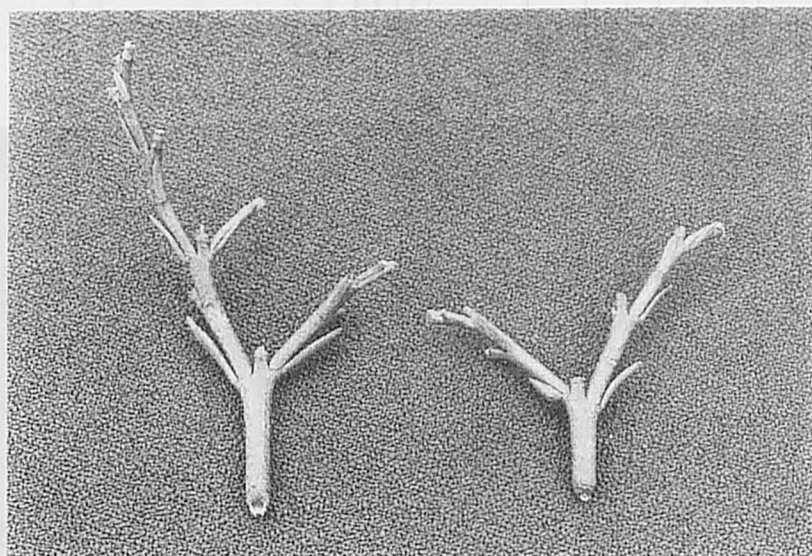


第7-2図. 花序のキャノピーと花序軸の分岐角度および長さとの間の関係
(・カランコエ)



$$\frac{r_0^2}{\sin(\theta_1 + \theta_2)} = \frac{r_2^2}{\sin \theta_1} = \frac{r_1^2}{\sin \theta_2}$$

第7-3図. Murray(66)による動脈の分岐角度と半径との間の関係



第7-4図. 花序軸の分岐角度と太さとの間の関係 (カランコエ)

第2節 花序の発達モデル

岐散花序が非常に規則的な岐散型分岐をすること、および、花序軸が分岐の時間的な差により相似形になっていることから、モデルは花序軸の直径をパラメータとし、分岐次数ごとに花序軸が一定の数値関係で細くなっていくものとして考えた。本節では、樹木や血管の分岐の規則性を調べる際に使われる直径指数(40)を用いて花序発達の漸化式化を試みた。

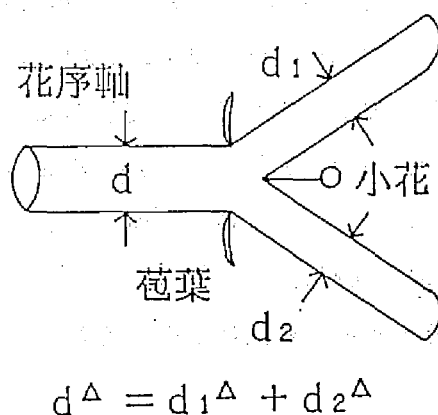
1. 材料および方法

実験にはカランコエ‘レッド・グロウ’とシュクコンカスミソウ‘ブリストル・フェアリー’を用いた。カランコエは1988年5月31日に挿し木し、6月17日に36cm×60cm×深さ18cmの木箱に定植した。栽培は8℃以上に加温したビニルハウス内で行った。1989年4月に自然日長のもとで開花した花序について調査した。

シュクコンカスミソウは1988年8月9日に挿し木し、2.5号ポリポットで育苗

した後、9月21日に露地に定植した。越冬し、十分な低温を受けた株を1989年3月6日に掘り上げ、36cm×60cm×深さ18cmの木箱に6株ずつ定植した。その後2本に整枝し、12℃以上に加温したハウス内で栽培した。5月下旬に開花した花序について調査した。

第7-5図に示したように、岐散型分岐を二叉分枝とみなし、図の関係式をみたす Δ を直径指数とした。カランコエ、シュクコンカスミソウとも、花序軸の太さの異なるユニットをサンプリングし、1次から4次までの花序軸の直径を測定した。花序軸が完全に正円でない場合は長径を直径とした。計算はパーソナルコンピュータで行い、各次数ごとに Δ の近似解を求めた。



第7-5図. 花序軸の分岐と直径指数 Δ の定義

2. 結果および考察

計算結果を第7-1表に示した。直径指数 Δ は、カランコエで約3、シュクコンカスミソウで約2.8と推定された。シュクコンカスミソウの1次分岐で2.3というやや低い値が得られたが、花序軸が正円でないことによる計算誤差であると考えられる。 Δ は、気管支で約2.5、血管で約2.7と報告されている(63)。枝分かれしながら発達するものとして、花序も似たような値になるのではないかと考えられる。

各次数でほぼ同じ値が得られたことから、岐散花序の花序軸は各次数ごとに相似形になっており、分岐とともに一定の規則性で細くなっていくことが示された。したがってモデルは漸化式で、 $d_n^{\Delta} = d_{1(n+1)}^{\Delta} + d_{2(n+1)}^{\Delta}$ と表すことができる。直径指数 Δ は $d_1 \neq d_2$ の場合も成立するので、花序軸が非対称に分岐するケースも

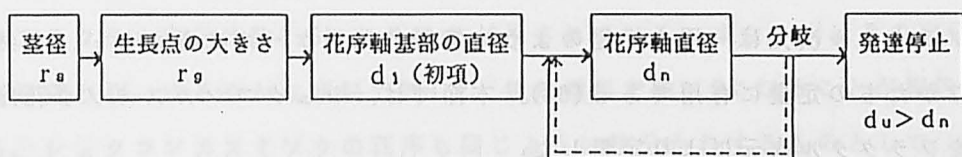
モデルとして含むことができる。

花序軸の断面積（直径）が花序発達の制限因子となっている可能性がある。このモデルにおいて、 d_b 、 d_u という二つの花序軸直径を想定することにより、高次において小花のアボーションが起こり、花序の発達が停止することが説明できる。すなわち、 n 次分岐の花序軸が d_b より太い場合（ $d_n \geq d_b$ ）は包葉腋芽が二つとも発達して岐散型分岐となり、花序軸が d_b より細く d_u より太い場合（ $d_b > d_n \geq d_u$ ）は片方の腋芽がアボートして互散型分岐となり、最終的に花序軸が d_u より細くなる（ $d_u > d_n$ ）と包葉腋芽は両方ともアボートして花序発達は完全に停止すると考えられる。太い茎に着生した太い花序軸をもつ花序ほど発達次数が高く、小花数が多くなるが、この関係は、第7-6図に示したように茎径 \propto 生長点の大きさ \propto 花序軸基部の直径となり、初項 d_1 が大きければ d_b 、 d_u の太さになるまでの分岐回数が多くなるということで理解できる。なお、10花程度開花したカランコエ花序で観察したところ、 d_b は約1.2mm、 d_u は約1mmと推定された。小花の大きさの可変性が小さいカランコエでは、このようなモデルでその発達がおおむね説明できると思われた（第7-7図）。しかし、相対生長（allometry）により小花の大きさが変わりやすいペゴニア・ルツェルナではモデルの適合度はやや低くなると考えられた。

第7-1表. カランコエとシュクコンカスミソウの直径指数 Δ の計算結果

分 岐	調査個体数	直径指数 (Δ) ^z
カランコエ 1次	30	$3.0 \pm 0.05(22)$
2次	30	$3.1 \pm 0.07(16)$
3次	30	$2.9 \pm 0.07(25)$
カスミソウ 1次	30	$2.3 \pm 0.08(26)$
2次	30	$2.8 \pm 0.08(28)$
3次	27	$2.8 \pm 0.09(19)$

^z: $1.00 \leq \Delta \leq 3.50$ の Δ の平均値、括弧内はその個体数

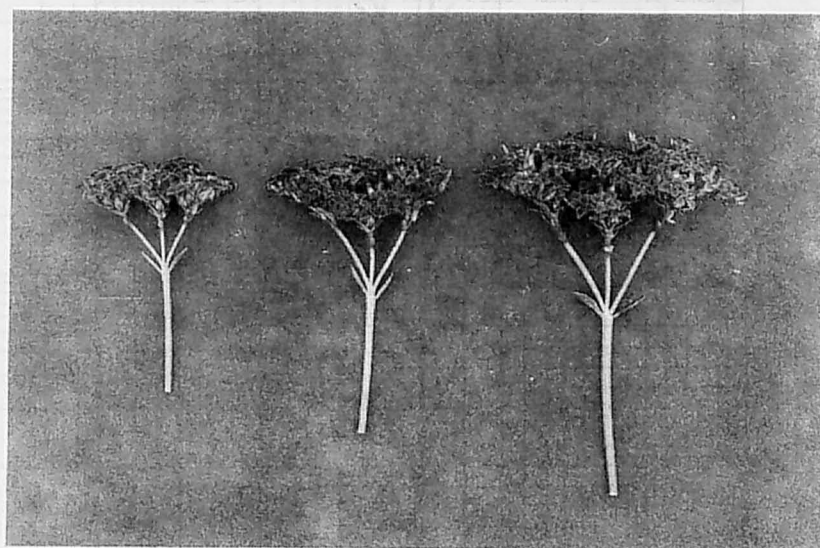


$$d_n^{\Delta} = d_{1(n+1)}^{\Delta} + d_{2(n+1)}^{\Delta}$$

$$d_n > d_b \quad (\text{岐散型分枝} \text{ --- })$$

$$d_b > d_n > d_u \quad (\text{互散型分枝} \text{ - - - - })$$

第7-6図. 花序軸の直径をパラメータとした岐散花序の発達モデル



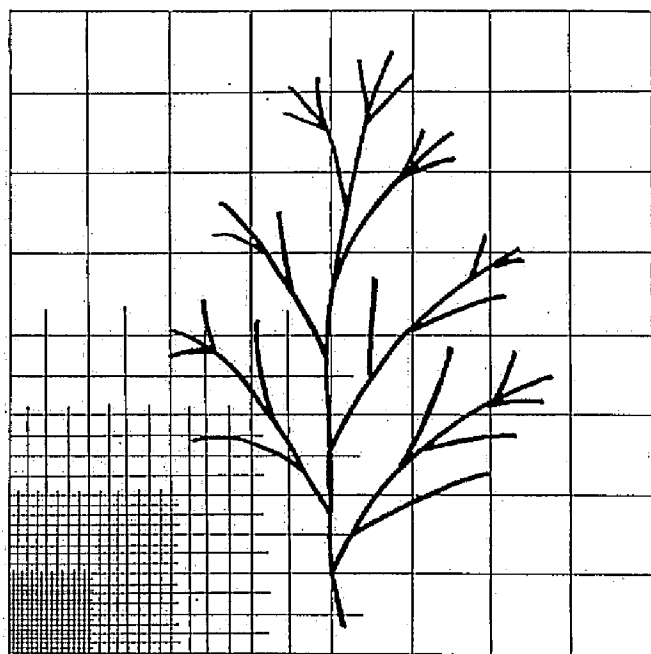
第7-7図. 花序軸の直径によりその発達程度が異なるカランコエの花序

第3節 花序のフラクタル次元

樹木あるいは河川などのように、枝分かれしながら発達していくもののかたちは、一見複雑で再現性がないように見える。しかし近年、Mandelbrot(40)により創始されたフラクタル次元により定量すると、これらはかたちの複雑さとして一定の値をもち、規則的なパターンで発達していくことが示される。次元を非整数にまで拡張したフラクタル次元は、円の半径のように特徴的なスケールをもたない、自然界の複雑なかたちの定量に有用である(63)。本節では、シュクコンカスミソウ花序のかたちをフラクタル次元により定量した。

1. 材料および方法

フラクタル次元の求め方にはいくつかある(41)が、ここではMorseらの方法(45)にしたがってシュクコンカスミソウ花序のフラクタル次元を求めた。5月上旬から下旬にかけて自然開花した標準的な花序を写した写真を全紙サイズで焼き、その上に2mm、3mm、4mm、6mm、8mm、12mm、16mm、24mmのメッシュをのせ、花序の一部が含まれたメッシュの数をかぞえた(第7-8図)。一辺当りのメッシュ数と花序が含まれたメッシュの個数を両対数のグラフにプロットするとフラクタル次元が得られる。

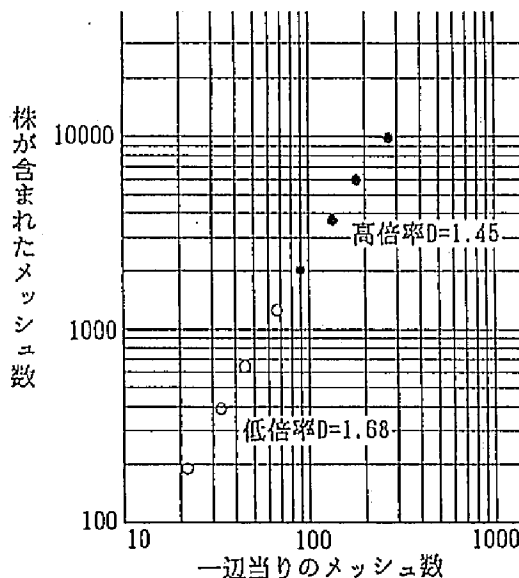


第7-8図. 粗視化の度合を変える方法によるフラクタル次元の求め方

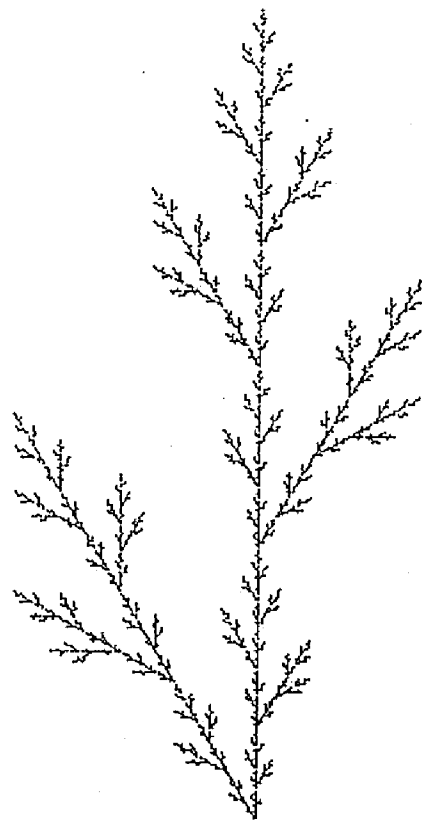
2. 結果および考察

2mm~6mmの高倍率のメッシュでは約1.45次元、8mm~24mmの低倍率のメッシュでは約1.68次元の値を得た（第7-9図）。シュクコンカスミソウの花序は統計的フラクタルであり、高倍率の値からおおよそ1.5のフラクタル次元をもつといえる。

Morseら(45)の報告では、木の枝の次元は約1.2から約1.7の値をとり、平均すると樹木のフラクタル次元は約1.5になることが示されている。また、川はその次元が傾斜により変わり、ゆるやかな傾斜で約1.2、急な傾斜で約1.5になることが報告されている。シュクコンカスミソウの花序も同じように枝分かれするものとして、似たような値をもつことが本実験により示された。第7-10図は約1.5次元のフラクタル図形であるが、かたちとして、シュクコンカスミソウや木の枝に似ていることがわかる。シュクコンカスミソウの草姿は栽培条件により変わるが、花序は、種特有の乱雑さ（エントロピー）、すなわち種の理想的な空間密度となるように発達し、結果的にフラクタル次元約1.5の値の複雑さになるのではないかと考えられる。



第7-9図. 粗視化の方法によるシュクコンカスミソウのフラクタル次元



第7-10図. 約1.5次元のフラクタル図形（高安(62)のプログラムにより作成）

第4節 要約

岐散花序は、それぞれ規則的な岐散型分岐を繰り返しながら発達するにもかかわらず、最終的な花序の構成は種によりかなり異なる。本章では、岐散花序の発達を規則性、特異性、可変性に着目してモデル化することにより、種により花序の構成が異なる理由を考察した。

発達モデルは、岐散花序の規則性に着目して、花序軸の直径をパラメータとした漸化式 ($d_n^A = d_1(n+1)^A + d_2(n+1)^A$) で表した。花序軸の太さにより花序の発達次数、小花数が変わるというこのモデルにおいて、種の発達特性（同化産物の花序への分配量、性表現、花序の着生方向、花序軸の分岐角度、小花の大きさの可変性）を考慮すれば、種により花序の構成が異なる理由を説明できるのではないかと考えられる。

第8章 総括

一般に花として観賞するものの多くが花序である。小花の集合体である花序は、小花数が多くてボリューム感のあるものが高品質の花として好まれる。しかし花序に関する研究はきわめて少なく、どのような要因によって花序の小花数が決定されるのかは明らかでない。そこで本研究は、岐散花序について、高品質の花序を生産するための基礎資料を得る目的で行った。材料には園芸種として需要の多い、ペゴニア類、ポインセチア、カランコエ、シュクコンカスミソウを用い、それらの花序の構成と発達を調査した。

以下に実験結果の概要と今後の研究課題をまとめた。

1. 研究の方法論

花序構成の種間差異と環境変異を数量的に解析するため、本研究では花序の形質調査に以下の二つの方法論を適用した。

1) 花序の構造と階層性に着目する

岐散花序の構造は再帰的パターンの繰り返しになっている。そこで供試材料に応じて、単位花序 (unit)、モジュール (module)、フィトマー (phytoner) を花序の構造上の階層として想定し、調査を行った。このように花序に階層性を認めることにより、複合花序のカランコエや岐散花序の集合体であるシュクコンカスミソウの花序構成の解析が容易になった。花序の階層分けは他の花序型の研究においても有用と考えられる。

2) 花序発達の規則性と種の特異性並びに可変性に着目する

開花時の完成した花序構成は種あるいは環境条件により大きく異なる。その主要な要因は分化した小花原基が発達途中になんらかの原因でアボートすることにある。花序の構成は小花のアボーションが起こる回数と部位によりさまざまに変化するといえる。しかし小花原基 (苞葉腋芽) の分化は、それぞれの分岐回数において非常に規則的に起こっている。そこで本研究では、岐散花序の発達は本来規則的であり、花序構成に差異が生じるのは種の形態的特性や環境に対応した形態的可変性が発達過程で特徴的に現われるためであると考えた。供試材料のペゴニア・センパフローレンス、ペゴニア・ルツェルナ、ポインセチア、カランコエ、シュクコンカスミソウ

ウはそれぞれ花序の形状と構成が著しく異なるが、花序発達の規則性、特異性、可変性に注目することにより、種の類似点と相違点あるいは環境変異の程度を明確にすることができた。

2. 花序発達の規則性

Shinozakiら(59)の pipe model theoryで説明可能な規則的な関係が花序においても認められた。すなわち、発達した小花の最高次数、総小花数、花序の新鮮重は、花序軸の直径と相関関係にあった。カランコエやシュクコンカスミソウのように、花序が重力に抗して上に向いて発達するものでは特に高い相関係数が得られた。これは、花序軸が花序の発達過程において支持組織および通導組織として重要な役割を果たしているためと考えられた。

また小花のアボーションには、その原基の分化位置と密接な関係があることが形態観察により明らかとなった。岐散花序では n 次の小花原基が分化すると、二つある n 次苞葉の腋芽が $n+1$ 次の小花原基となって発達するが、発達途中のアボーションは $n-3$ 次の小花原基と反発する側にある原基において規則的に起こった。その結果、花序は高次において互散型の分岐により発達した。

小花のアボーションについては、摘葉処理、減光処理、花序の部分的切除処理を行った結果、同化産物の小花間あるいは花序と栄養器官との競合が主な原因であると考えられた。

3. 花序の発達過程における種の特異性と可変性

花序の形態的特性並びに可変性は、その種が長い進化の過程で環境に適応した結果獲得したもので、花序の場合は特に種保存のための適応結果であると考えられる。非常に単純な発達パターンである岐散型分岐に種の特異性と可変性が働き、最終的な花序構成は多種多様となる。

花序のキャノピーの形状は花序軸の長さと同分岐角度により決定されるが、花序の構成には花序軸の分岐角度が特に重要な役割を果たしていると考えられた。花序軸が岐散型分岐により二分岐する際、分岐角度が元の軸に対して同じになる場合はそれぞれの花序軸は同じ太さになった。元の軸に対して非対称の場合は、分岐角の大きい方に比べ分岐角の小さい方が花序軸は太くなった。上述したように、花序軸の太

さはその軸の先に着く小花数と相関があることから、花序軸の分岐角度により花序軸の太さが変わり、その軸上に着く小花数が変わる。花序は限られた空間内に多数の小花を効率よく配列するため、花序軸の長さと同分岐角度を調節し、種独特のキャノピーを形成すると考えられた。

1 花序当たりの小花数は、種によりだいたい決まっているが、栽培環境によってもかなり変動した。小花数の制御は、小花の大きさの制御とともに、種により非常に特徴的であった。岐散花序では岐散型分岐により小花数が次数とともに幾何級数的に増えるため、高次においては小花間に同化産物の競合が起こる。小花の構築に必要な同化産物が不足する状況下で、小花の大きさの可変性の小さいカランコエは小花を着生するかアボートさせるかの二者択一的な選択により小花数を制御し、小花の大きさの可変性の大きいペゴニア・ルツェルナは小さな小花を着生し、規則的な岐散型分岐を続けた。花序の構成をある種は小花数で制御し、ある種は小花の大きさを制御すると考えられた。

花序の構成に影響するそのほかの生育特性としては、1株当たりの花序数、花序の発達速度、光周性、性表現が考えられた。四季咲き性で栄養生長と生殖生長が同時に並行して進むペゴニア・センパフローレンス、ペゴニア・ルツェルナでは株の大きさ、側枝数、花序数など、植物体内の同化産物の分配率に影響する要因が花序の構成に強く影響した。特に、花序の発達が速いペゴニア・センパフローレンスでは、シンク間での同化産物の競合の影響が現れやすいと考えられた。質的短日植物のカランコエ、ポインセチアは茎の頂部に花序を形成するため、短日開始時の株の生長程度、特に茎の太さが花序構成に影響した。ポインセチアでは花序発達中の日長も強く影響した。雌雄同株のペゴニア類では、花序の構成は同化産物と性表現の二つの要因により決定されると考えられた。

4. 花序発達のモデル化

岐散花序の発達のモデル化は、岐散花序の発達を帰納的に論じるうえで重要である。モデル化によって、岐散花序としての発達の規則性を抽出することにより、種の類似点と相違点がいっそう理解しやすくなると思われる。また、コンピュータによるシミュレーションなど思考実験にも役立つ。

岐散花序は非常に規則的な岐散型分岐をすること、および小花数が花序軸の直径

に比例することから、モデルは分岐次数ごとに花序軸が一定の数列関係で細くなっていくものとして考えた。花序の相対生長は非常に複雑な現象であるが、フラクタル幾何学における直径指数をモデルに取り入れることで説明が可能であると考えた。モデルは漸化式で、 $d_n^\Delta = d_1(n+1)^\Delta + d_2(n+1)^\Delta$ と表わすことができた（ d ：花序軸の直径、 Δ ：直径指数）。小花の大きさの可変性が小さいカランコエでは、 Δ が 3 の時このモデルでその発達の説明できると考えられる。

5. 花序発達の人為的制御

花序発達の人為的制御は、温度・日長などの環境による制御と植物生長調節物質によるケミカルコントロールに大きく分けられる。

環境調節としては、ポインセチアに対する再電照とベゴニア・センパフローレンスに対する高温処理が花序構成を変える処理として考えられた。ただし環境制御は処理装置が大がかりになることから、実際栽培に応用するには問題がある。

ケミカルコントロールではベンジルアデニン（BA）の葉面散布が有効であった。ベゴニア・ルツェルナでは、BA 散布により花序軸の 2 分岐が 3 分岐となることがあり、花序軸の分岐本数と総花数が増えた。ポインセチアでも、短日開始 10 日後に BA を散布すると、花序軸の分岐本数と杯状花序数が増えた。また個々の器官が巨大化する傾向があり、花序軸が太く、杯状花序が大きくなった。シュクコンカスミソウでは、上位節をのぞいて側枝は 1 節に 1 本ずつしか発生しないが、花芽分化前に BA を散布することにより、本来なら発生しない側枝が発達し、切花当たりのユニットと小花数が増えた。いずれも開花時には BA 散布の直接的な悪影響は残らず、花序のボリュームが増大した。BA は安価であり、かつ、生理活性が強く低濃度で効果があるので、実際栽培への応用が考えられる。

6. 今後の研究課題

本研究では、小花のアボーションを岐散花序の品質を決める非常に重要な現象ととらえ、なぜ、いつ、どのようにして小花がアボートするのかを明らかにした。また、同じ岐散花序でありながら、最終的に花序の構成が異なる理由を花序の発達を経時的に調査することにより考察した。すなわち本研究は形態観察を中心に行われたが、花序の問題はさらに多角的に研究されるべきであると考えられる。本研究を

まとめるにあたって、今後の花序の研究課題として取り上げるべき問題が二つあることを指摘しておきたい。

まず生理的な研究として、同化産物の花序への分配様相を放射性同位元素、安定同位元素を用いて明らかにする必要がある。小花のアボーションが同化産物の競合によるということがより明確に示されると考えられる。また花序は通道組織である花序軸とシンクである小花から構成されていることから、同化産物の転流のメカニズムを研究する上での好適な材料になると考える。

さらに花序の分類についても、これまでの研究には不備な点がある。完全に開花した花序の形態を静的に観察して行われたこれまでの分類を、花序発達を動的に観察することにより、もう一度整理し直す必要があると考える。例えば、集散花序は岐散花序、互散花序、巻散花序に分けることができるが、互散花序、巻散花序は岐散花序の小花が規則的にアボートしたものととも考えられる。すでに互散花序、巻散花序に分類されている花序であっても、あらためて小花原基の分化発達する過程を調べると、岐散花序が誤って分類されたものであることが明らかになるものもあるのではないと思われる。小花の分化発達様相からもう一度花序型の整理を行う必要があると考えられる。

引用文献

1. 阿部恒充. 1986. カランコエ. 阿部定夫他編著. 花卉園芸の事典. p.638-641. 朝倉書店. 東京.
2. Abou-Haidar, S. S. and D. W. Burger. 1981. Floral induction does not alter the growth parameters of *Fuchsia*. *Amer. J. Bot.* 68(9):1278-1281.
3. Auman, C. W. 1980. Minor cut crops(*Gypsophila paniculata*). p.203-204. In :R. A. Larson(ed). *Introduction to floriculture*. Academic Press, Inc., Orlando, Florida.
4. Berghoef, J. and J. Bruinsma. 1979. Flower development of *Begonia francois* Liebm. I. Effects of growth-regulating substances and environmental conditions on the composition of the inflorescence. *Z. Pflanzenphysiol.* 93:303-315.
5. Boyle, T. H., D. P. Stimart, and M. S. McIntosh. 1986. Seasonal variation in vegetative and reproductive development in *Zinnia elegans* Jacq. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 111(2):260-266.
6. Bunt, A. C. 1972. Effect of season on the carnation(*Dianthus caryophyllus* L.). I. Growth rate. *J. Hort. Sci.* 47:467-477.
7. Bunt, A. C. 1973. Effect of season on the carnation(*Dianthus caryophyllus* L.). II. Flower production. *J. Hort. Sci.* 48:315-325.
8. Crane, J. C., I. Al-Shalan, and R. M. Carlson. 1973. Abscission of pistachio inflorescence buds as affected by leaf area and number of nuts. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 98:591-592.
9. 第一園芸株式会社. 営利栽培家用カタログ. 1989年夏-1990年春.
10. Doi, M., Y. Takeda and T. Asahira. 1984. Differences in flowering response to low temperature among cultivars of *Gypsophila paniculata* L. and among vegetative lines of cv. Bristol Fairy. *Mem. Coll. Agric., Kyoto Univ.* 124:27-34.
11. Doi, M., Y. Takeda and T. Asahira. 1989. Effects of BA treatment on growth and flowering of some vegetative lines of *Gypsophila paniculata* L. 'Bristol Fairy'. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 58(1):221-226.
12. Erickson, R. O. and F. J. Michelini. 1957. The plastochron index. *Amer. J. Bot.* 44(4):297-305.
13. Even-Chen, Z., R. M. Sachs, and W. P. Hackett. 1979. Control of flowering in *Bougainvillea* 'San Diego Red'. Metabolism of benzyladenine and the action of gibberellic acid in relation to short day induction. *Plant Physiol.* 64:646-651.

14. Fisher, J. B. and H. Honda. 1979. Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia*-branching pattern. 2. Amer. J. Bot. 66(6):645-655.
15. Force, A. R., K. A. Lawton, and W. R. Woodson. 1988. Dark-induced abscission of hibiscus flower buds. HortScience. 23:592-593.
16. 福花園種苗株式会社. 営利栽培家用カタログ. 1989年秋-1990年春.
17. 林 孝洋・小西国義. 1988. 花卉の花序及び複合花序の構成と発達並びにその制御. (第5報) サイトカイニン散布処理によるキク切花の品質改善. 園学要旨. 昭63春:424-425.
18. 林 孝洋・若原良基・小西国義. 1991. ボインセチアの複合花序の構成と発達. 園学雑. 59(4):839-845.
19. 林 孝洋・小西国義. 1991. カランコエの花序の構成と発達. 園学雑. 60(1):167-173.
20. Heide, O. M. 1969. Environmental control of sex expression in begonia. Z. Pflanzenphysiol. 61:279-285.
21. 北條良夫. 1978. 物質生産過程における source と sink との相互関係. 農業技術. 33(7):309-316.
22. Honda, H., P. B. Tomlinson, and J. B. Fisher. 1981. Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees. Amer. J. Bot. 68(4):569-585.
23. 星野 敏. 1988. 地区分級の評価手法に関する基礎的研究. p.49-60. 京都大学学位論文.
24. 穂積和夫. 1973. 植物の相互作用. p.8-64. 共立出版. 東京.
25. Jeffcoat, B. 1977. Influence of the cytokinin, 6-benzylamino-9-(tetrahydropyran-2-yl)-9h-purine, on the growth and development of some ornamental crops. J. Hort. Sci. 52:143-153.
26. 株式会社ミヨシ. 営利栽培家用カタログ. 1989年秋-1990年春. 第87号.
27. 株式会社サカタのタネ. 営利栽培家用総合カタログ. 1989年秋-1990年春. No.65.
28. 花卉園芸大事典. 1984. Begoniaceae (シュウカイドウ科). p.388-391. 塚本洋太郎監修. 養賢堂. 東京.
29. Karlsson, M. G., M. P. Pritts, and R. D. Heins. 1988. Path analysis of chrysanthemum growth and development. HortScience 23:372-375.
30. Kinet, J., R. M. Sachs and G. Bernier. 1985. The physiology of flowering. volume 3, 1-42. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida.

31. Kofranek, A. M. and W. P. Hackett. 1965. The influence of daylength and night temperature on the flowering of poinsettia, cultivar 'Paul Mikkelsen'. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 87:515-520.
32. 小西国義. 1988. ショクコンカスミソウ. 小西国義・今西英雄・五井正憲編著. 花卉の開花調節. p.83-102. 養賢堂. 東京.
33. 倉石 喬. 1978. 植物ホルモン. p.77-96. 東京大学出版会. 東京.
34. Kusey, W. E. Jr., T. C. Weilar, P. A. Hammer, B. K. Habaugh and G. J. Wilfret. 1981. Seasonal and chemical influences on the flowering of Gypsophila paniculata 'Bristol Fairy' selections. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106:84-88.
35. 許田倉園. 1983. 花の形態と花序 遺伝. 37:8-13.
36. Lamoreaux, R. J., W. R. Chaney, and K. M. Brown. 1978. The plastochron index: a review after two decades of use. Amer. J. Bot. 65(5):586-593.
37. Langhans, R. W. and R. O. Miller. 1960. Influence of daylength, temperature and number of short days on the flowering of poinsettia (Euphorbia pulcherrima). Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 75:753-760.
38. Larson, R. A. and R. W. Langhans. 1963 Quantitative measurement of morphological changes in the shoot apex of poinsettia (Euphorbia pulcherrima Willd.) in the transition from the vegetative to the reproductive state. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 82:541-546.
39. Lichtenberg, V. 1971. Untersuchungen über die Geschlechterverteilung bei den Blüten von Begonia semperflorens und über die Möglichkeiten einer Beeinflussung mit Hilfe von Wuchsstoffen. Gartenbauwissenschaft 36:483-489.
40. マンデルブロ, B. B. 1985. フラクタル幾何学. 広中平祐監訳. p.156-165. 日経サイエンス社. 東京.
41. 松下 貢. 1987. 自然界のパターン. 小川 泰・宮崎興二編. かたちの科学. p.90-110. 朝倉書店. 東京.
42. Matzke, E. B. 1938. Inflorescence patterns and sexual expression in Begonia semperflorens. Amer. J. Bot. 25(7):465-478.
43. McCauley, M. and J. Croxdale. 1984. Establishment of a plastochron index for Dianthus chinensis L. Amer. J. Bot. 71(10):1373-1381.
44. Miller, S. H. and R. D. Heins. 1986. Factors influencing premature cyathia abscission in poinsettia 'Annette Hegg Dark Red'. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111(1):114-121.
45. Morse, D. R., J. H. Lawton, M. M. Dodson and M. H. Williamson. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body

- lengths. *Nature* 314:731-733.
46. Nehrbas, S. R. and M. P. Pritts. 1988. Effect of pruning system on yield components of two summer-bearing raspberry cultivars. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113:314-321.
 47. 岡田正順・平城好明. 1954. 秋菊の電燈照明に依る抑制栽培に於ける再電照の花形に及ぼす影響について. *園学雑*. 23(3):193-198.
 48. 岡田正順・原田 宏. 1954. ダリヤの舌状花及び管状花比に対する日照時間及び温度の影響に就いて. *園学雑*. 23(4):259-263.
 49. Preil, W. 1974. Über die Verweiblichung männlicher Blüten bei Begonia semperflorens. *Z. Pflanzenzüchyg.* 72:132-151.
 50. Rickett, H. W. 1944. The classification of inflorescence. *Bot. Rev.* 10:187-231.
 51. Rickett, H. W. 1955. Materials for a dictionary of botanical terms. III. Inflorescence. *Bull. Torr. Bot. Club.* 82:419-445.
 52. 最新園芸大辞典. ベゴニア属. p.235-262. 誠文堂新光社.
 53. 佐本啓智. 1986. カスミソウ. 阿部定夫他編著. 花卉園芸の事典. p.168-173. 朝倉書店. 東京.
 54. サイモン, H. A. 1987. 新版 システムの科学. 稲葉元吉、吉原英樹訳. p.265-314. パーソナルメディア株式会社. 東京.
 55. Shillo, R. 1985. Gypsophila paniculata. p.83-87. In: A. H. Halevy(ed.). *CRC handbook of flowering*. vol. III. CRC Press, Florida.
 56. 島田恒治・山田嘉夫・庄崎豊一. 1963. ボインセチアの日長反応. 1. 連続短日操作または一時的短日・切替長日操作下の花序形成について. 佐賀大学農学部彙報. 16:89-104.
 57. 島田恒治・宮崎貞巳. 1964b. ボインセチアにおける生長相の逆転について. ボインセチアの日長反応に関する研究 II. 佐賀大学農学部彙報. 19:117-147.
 58. 清水建美. 1990. 円錐花序. 園芸植物大事典. 第6巻. p.13-14. 小学館. 東京.
 59. Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi and T. Kira. 1964. A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. I. Basic analyses. *Jap. J. Ecol.* 14:97-105.
 60. Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate function. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:253-279.
 61. スティーヴンズ, P. S. 1987. 自然のパターン—形の生成原理. 金子務訳. p.129-157. 白揚社. 東京.

62. Struckmeyer, B. E. and G. E. Beck. 1960. Flower bud initiation and development in poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*).
Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 75:730-738.
63. 高安秀樹. 1986. フラクタル. p.1-104. 朝倉書店. 東京.
64. トムソン, D. 1973. 生物のかたち. 柳田友道他訳. p.9-29. 東京大学出版会. 東京.
65. Thornley, J. H. M. 1976. Mathematical models in plant physiology.
p.50-61. Academic Press, London.
66. 戸川達男. 1981. 血管の分枝. 数理科学. 221:58-63.
67. Tse, A. T. Y., A. Ramina, W. P. Hackett, and R. M. Sachs. 1974. Enhanced inflorescence development in *Bougainvillea* 'San Diego Red' by removal of young leaves and cytokinin treatments.
Plant Physiol. 54:404-407.
68. 土橋 豊. 1983. クリスマスカクタスとポインセチア. 暮らしの中の花 (中日園芸文化協会). 93:1-15.
69. 鶴島 久男. 1986. ポインセチア. 阿部定夫他編著. 花卉園芸の事典.
p.447-454. 朝倉書店. 東京.
70. ウェインライト, S. A. 1989. 生物の形とバイオメカニクス. 本川達雄訳.
p.78-108. 東海大学出版会. 東京.
71. Waller, D. M. 1986. The dynamics of growth and form. p.291-320.
In: M. J. Crawley (ed.). Plant ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
72. Weberling, F. 1965. Typology of inflorescence. J. Linn. Soc. (Bot.).
59:215-221.
73. Weberling, F. 1989. Morphology of flowers and inflorescences.
p.201-224. Cambridge University Press, Cambridge.
74. Wyatt, R. 1982. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set.
Amer. J. Bot. 69(4):585-594.
75. 安田三郎・海野道郎. 1977. 社会統計学. p.225-247. 丸善. 東京.